АКАДЕМИЯ НАУК СССР

COMMONWEALTH INST. ZOOLOGY LIBRARY
SERIAL SEPARATE
Eu.447

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVII

ВЫП. 5

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА ★ 1958

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGICHESKY ZHURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

РЕДАКЦИЯ:

Акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ (главный редактор), К. В. АРНОЛЬДИ (зам. главного редактора), Л. Б. ЛЕВИНСОН (ответственный секретарь), Б. С. ВИНОГРАДОВ, М. С. ГИЛЯРОВ, В. И. ЖАДИН, чл.-корр. АН СССР Л. А. ЗЕНКЕВИЧ, Б. С. МАТВЕЕВ, чл.-корр. АН СССР Г. В. НИКОЛЬСКИЙ, А. А. СТРЕЛКОВ

EDITORIAL BOARD:

Acad. E. N. PAVLOVSKY, K. V. ARNOLDI, L. B. LEVINSON, B. S. VINOGRADOV, M. S. GHILAROV, V. I. ZHADIN, Corresp. Member of the Acad. Sci. USSR L. A. ZENKEVICH, B. S. MATVEYEV, Corresp. Member of the Acad. Sci. USSR G. V. NIKOLSKY, A. A. STRELKOV

1958

ТОМ XXXVII МАЙ ВЫПУСК 5

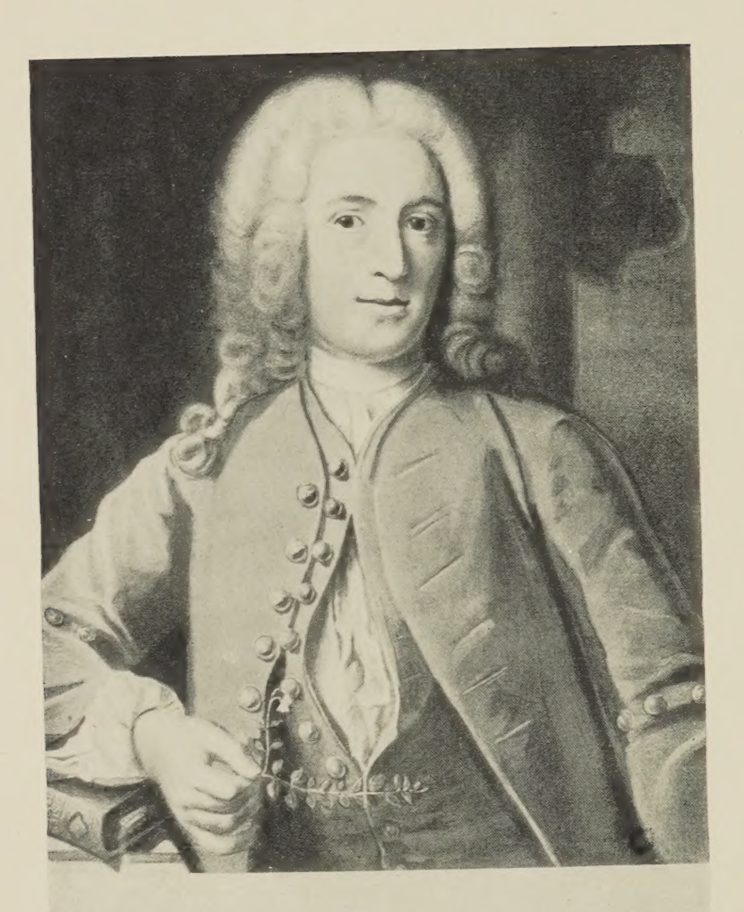
СОДЕРЖАНИЕ

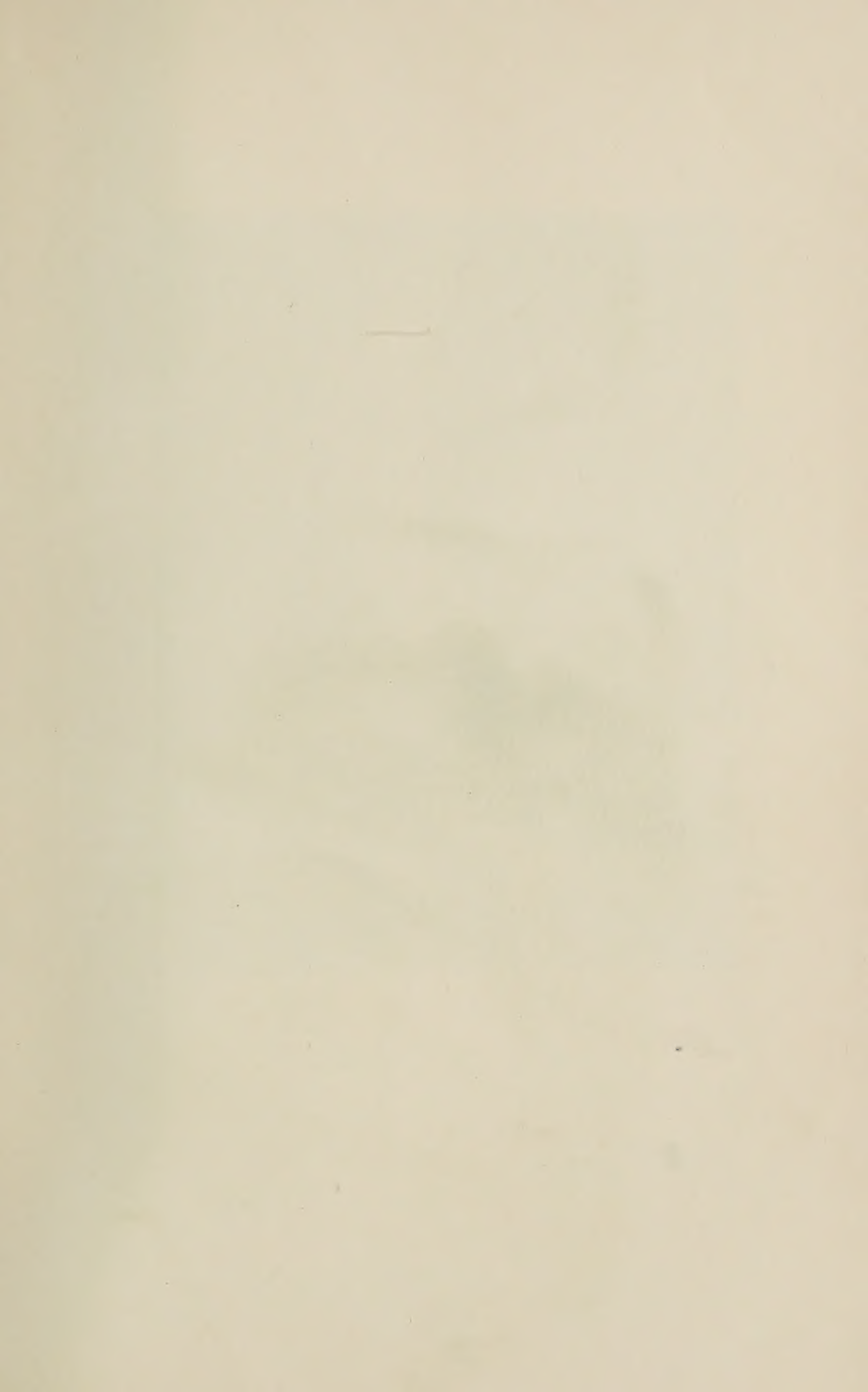
Адрес редакции
Москва Б-64, Подсосенский пер., д. 21,
Издательство Академии наук СССР,
Редакция «Зоологического журнала»

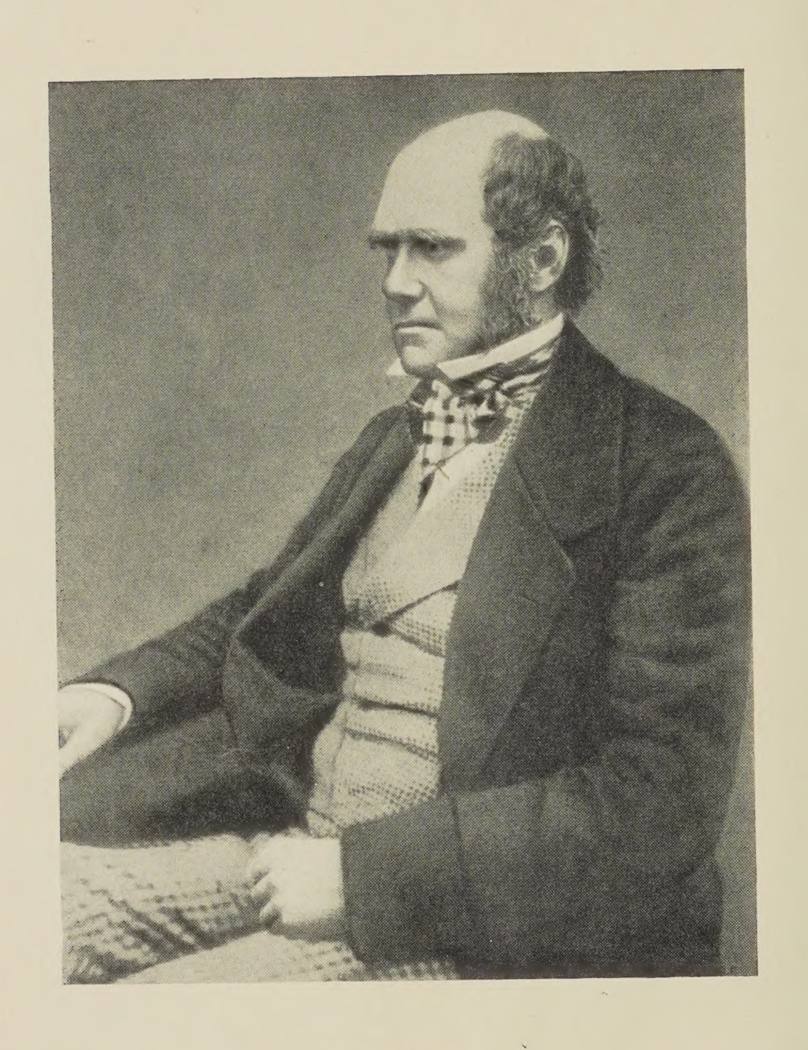


Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/zoologicheskii-zhurnal_1958_37_5


Carl Linnæus.





Ch. Darwin

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 5

XV Международный зоологический конгресс собирается в Лондоне в июле 1958 г. согласно решению предыдущего, XIV конгресса, проходившего в Копенгагене в 1953 г.

Решение о созыве конгресса было принято с целью отметить 200-летие со дня выхода в свет 10-го издания «Systema Naturae» К. Линнея — крупнейшего систематика, основоположника научной биологической номенклатуры, и 100-летие со дня заседания (1 июля 1858 г.) Лондонского Линнеевского общества, на котором были заслушаны представленные Чарльзом Ляйеллем и Джозефом-Долтоном Гукером работы Чарльза Дарвина и Альфреда-Рассела Уоллеса. Эти работы свидетельствовали об открытии Дарвином и Уоллесом независимо друг от друга основного закона исторического развития органического мира — закона естественного отбора. Заседание Линнеевского общества 1 июля 1858 г. явилось, таким образом, великой исторической датой в развитии эволюционного учения и всей биологии в целом. Вместе с тем оно привело к признанию приоритета Ч. Дарвина в провозглашении теории естественного отбора, поскольку он за 20 лет до Уоллеса начал разработку этой теории и к 1858 г. обосновал ее на обширном биологическом материале. Это памятное в истории науки заседание знаменательно и потому, что оно ускорило написание Ч. Дарвином его великого труда «Происхождение видов», вышедшего в свет 24 ноября 1859 г. Созываемый в Лондоне в июле 1958 г. зоологический конгресс овеян памятью основоположника материалистической эволюционной теории Чарльза Дарвина и его соратника и друга Альфреда-Рассела Уоллеса.

В Советском Союзе имя и учение Чарльза Дарвина пользуются глубочайшим уважением. Почти с первого момента появления учения Дарвина, с начала 60-х гг. XIX столетия, русские биологи заняли выдающееся место в борьбе за это учение и в разработке в свете его ряда обширных областей и важнейших проблем биологической науки. Начало этому научному движению положили труды выдающихся русских биологов И. И. Мечникова, А. О. Ковалевского, В. О. Ковалевского, И. М. Сеченова, К. А. Тимирязева, М. А. Мензбира, А. Н. Северцова и их многочисленных единомышленников и учеников.

Редакция «Зоологического журнала» Академии наук СССР шлет от имени советских зоологов горячий привет XV Международному зоологическому конгрессу, посвященному памяти Ч. Дарвина, А.-Р. Уоллеса и К. Линнея, и желает ему успешной работы.

«Зоологический журнал» № 5 за 1958 г. выпускается в честь XV Международного зоологического конгресса.

Редакционная коллегия
«Зоологического журнала»
Академии наук СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 5

The fifteenth International Congress of Zoology will be held in London in July 1958 according to the resolution passed at the preceding fourteenth Congress held in Copenhagen in 1953.

This resolution was aimed to mark in London the bicentenary of the Xth Edition of «Systema Naturae» the work of the great taxonomist, foundator of scientific biological nomenclature, C. Linnaeus, and the centenary of the historical meeting of the Linnaean Society of London held on July 1,858. At this meeting Charles Lyell and Joseph Dalton Hooker communicated the works of Charles Darwin and Alfred Russel Wallace. Their papers testified that both of them had independently discovered the principal law of historical development of the organic world — the law of natural selection. Thus the meeting of Linnaean Society of London held on July 1, 1858 was a great date in the history of the evolutionary ideas and of the biology as a whole. At the same time this meeting led to the acception of Darwin's priority in the statement of the theory of natural selection as he had begun to work on this problem 20 years earlier than Wallace and by 1858 his theory hal already been based on a large biological material. This memorable meeting in the history of science is also noteworthy as it has accelerated Darwin's work on his famous book «The Origin of Species» issued November 24, 1859.

The Congress of Zoology to be held in London in July 1958 is dedicated to the memory of the great foundators of materialistic evolutionary theory Charles Darwin and his upholder and friend Alfred-Russel Wallace.

In the Soviet Union the name and teaching of Charles Darwin are held in the greatest respect. Almost since the very appearance of Darwin's teaching, from the early 60th of the XIXth century Russian biologists took a prominent place in the struggle for this teaching and in the development of vast branches and important problems of biological science in the light of his ideas. This movement took its rise in the works of outstanding Russian biologists of the last century, such as Elias Metschnikoff, A. O. Kowalevsky, V. O. Kowalevsky, I. M. Setschenow, C. A. Timiriazeff, M. A. Menzbir, A. N. Sewertzoff and their numerous adherents and followers.

Editorial Board of «Zoologichesky Zhurnal» of the Academy of Sciences of the USSR in the name of Soviet zoologists gives its kindest regards to the XVth International Congress of Zoology dedicated to the memory of Ch. Darwin, A. R. Wallace and C. Linnaeus, and wishes the Congress good success in its work.

This issue of «Zoologichesky Zhurnal» is published in honour of the XVth International Congress of Zoology.

Editorial Board
of «Zoologichesky Zhurnal»,
Academy of Sciences of the USSR

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 5

ЭВОЛЮЦИОННАЯ КОНЦЕПЦИЯ Ч. ДАРВИНА В ПЕРИОД ДО ЕГО ОЗНАКОМЛЕНИЯ С СОЧИНЕНИЕМ МАЛЬТУСА

(По неопубликованной «Записной книжке» 1837—1838 гг.)

С. Л. СОБОЛЬ

Институт истории естествознания и техники Академии наук СССР (Москва)

Среди великих научных теорий, сыгравших решающую роль во всем развитии естествознания, история возникновения и развития эволюционного учения Дарвина и его теории естественного отбора путем переживания наиболее приспособленных в борьбе за жизнь представляется лучше всего изученной. Сам Дарвин не раз, начиная с 1859 г., сообщал о том, когда и в каких условиях, под воздействием каких стимулов возникла у него и была разработана им его концепция исторического развития органического мира. Особенно памятны в этом отношении страницы «Введения» к «Происхождению видов» (Дарвин, 1939, стр. 270—272). После смерти Дарвина сын его, известный ботаник-физиолог Френсис Дарвин, опубликовал извлечения из «Воспоминаний» своего отца, известные под названием «Автобиографии», и большое число его писем, содержащих множество важных документальных данных по вопросу о создании Дарвином его теории (Ch. Darwin, 1887, 1903). Наконец, за последние 25 лет внучка Дарвина Нора Барло, дочь его младшего сына Гораса, впервые опубликовала «Путевой дневник» и «Записные книжки» 1832—1836 гг., которые Дарвин вел во время путешествия на «Бигле» и которые содержат исключительно важные данные о первых проблесках эволюционной концепции, возникших у Дарвина еще в пути, под непосредственным впечатлением произведенных им наблюдений или вскоре после того, как они были произведены (Ch. Darwin, 1933, 1945; русск. пер. 1935, 1949).

Все эти материалы, а также изданные Френсисом Дарвином в 1909 г. два предварительных наброска «Происхождения видов», известные под названием «Очерков» 1842 и 1844 гг. (Ch. Darwin, 1909; русск. пер. 1939, стр. 79—230), тщательно изучены и проанализированы многочисленными биографами Дарвина и историками биологии и эволюционного учения; в результате ход развития его идей от момента первого обнаружения им в сентябре 1832 г. в холме Пунта-Альта близ Баия-Бланки в Патагонии костей вымерших третичных неполнозубых до выхода в свет в ноябре 1859 г. первого издания «Происхождения видов» считается в настоящее время вполне ясным и не вызывающим существенных сомнений. В этом ходе развития решающее значение приписывается ознакомлению Дарвина в октябре 1838 г. с сочинением Мальтуса о народонаселении, повод к чему дал сам Дарвин своими известными заявлениями во «Введении» к «Происхождению видов (1939, стр. 272) и в «Воспоминаниях» (1957, стр. 128—129).

Как хорошо известно, уже Маркс и Энгельс убедительно показали, что Дарвин переоценил значение так называемого закона Мальтуса для своей эволюционной теории. В письме к Энгельсу от 18 июня 1862 г. и несколько

позже во II томе «Теорий прибавочной стоимости» Маркс писал: «*Дарвин* в своем превосходном сочинении не видел, что он *опрокинул* теорию Мальтуса, открыв «геометрическую» прогрессию в царстве животных и растений. Теория Мальтуса основывается как раз на том, что он геометрическую прогрессию Уоллеса относительно размножения людей противопоставил химерической *«арифметической»* прогрессии животных и растений. В произведении Дарвина, например там, где речь идет о вымирании видов, имеется и детальное (не говоря уже об основном принципе Дарвина) естественноисторическое опровержение мальтусовской теории» (К. Маркс—Ф. Энгельс, 1947, стр. 126; К. Маркс, 1957, стр. 114). Энгельс в 1878 г. подверг в «Анти-Дюринге» острой критике обвинение Дарвина Дюрингом в мальтузианстве: «Против этой-то дарвиновской теории г. Дюринг возражает, что по признанию самого Дарвина происхождение идеи борьбы за существование следует искать в обобщении взглядов экономиста, теоретика народонаселения, Мальтуса. Таким образом, названная теория страдает, согласно г. Дюрингу, всеми теми недостатками, которые свойственны поповско-мальтузианским воззрениям в вопросе о перенаселении. Между тем Дарвину вовсе не приходило в голову говорить, что *происхождение* идеи борьбы за существование следует искать у Мальтуса. Он говорит только, что его теория борьбы за существование есть теория Мальтуса, примененная ко всему миру растений и животных. И как бы велик ни был промах Дарвина, столь наивно принявшего без критики учение Мальтуса, все же каждый может с первого взгляда заметить, что не требуется мальтусовских очков, чтобы увидеть в природе борьбу за существование, увидеть в ней противоречие между бесчисленным множеством зародышей, которые расточительно производит природа, и незначительным количеством тех из них, которые вообще могут достичь зрелости, противоречие, которое действительно разрешается большей частью борьбой за существование, подчас крайне жестокой. И подобно тому как закон заработной платы сохранил свое значение и после того, как давно уже заглохли мальтузианские доводы, которыми его обосновывал Рикардо, точно так же и борьба за существование может происходить в природе помимо какого бы то ни было мальтузианского ее истолкования. Впрочем, организмы в природе также имеют свои законы населения, еще почти совершенно не исследованные; установление их, несомненно, будет иметь решающее значение для теории развития видов. А кто дал и в этом направлении решающий толчок? Не кто иной, как Дарвин» (Ф. Энгельс, 1950, стр. 65—66).

Точно так же уже давно многие биологи поняли, что между теорией естественного отбора Дарвина, основанной на явлении борьбы за существование в широком, дарвиновском смысле слова, и интенсивностью размножения («перенаселением») вовсе нет обязательной, абсолютной связи. Так, И. И. Мечников еще в 1878 г. подверг глубокому анализу процесс борьбы за существование и значение разных ее форм в процессе видообразования. Он показал, во-первых, что «для образования новых форм усиленное размножение и перенаселение одной формы [т. е. так называемый «мальтусовский» фактор] имеет несравненно меньшее значение, чем совместное нахождение и взаимная борьба многих разнородных форм», и, во-вторых, что «в тех случаях, когда соперничество возникает из борьбы различных видов, для каждого из них усиление плодовитости представляется весьма существенным, и особи, которые окажутся наиболее плодовитыми, наверно выйдут победителями» (Мечников, 1943, стр. 122—123). Позднее К. А. Тимирязев и многие другие русские биологи как до, так и после Великой Октябрьской социалистической революции собрали обширный материал, с несомненностью доказывающий справедливость основных положений, высказанных Марксом и Энгельсом. Как быстро, так и медленно размножающиеся организмы действительно обладают тенденцией к увеличению своей численности в геометрической прогрессии.

Однако «этому размножению противостоят многочисленные препятствия, приводящие к огромной смертности, в особенности среди личинок и молоди. Эта смертность, как правило, возрастает с увеличением численности, однако это не значит, что размножение приводит к настоящему перенаселению, характеризуемому недостачей жизненных средств. Во многих случаях смертность определяется в основном врагами и паразитами, размножающимися параллельно увеличению численности тех организмов, которые служат им пищей. Таким образом, не только при наличии перенаселения, но и без этого, размножению любого вида организмов всегда противостоят всевозможные препятствия. Таковыми являются неблагоприятные влияния физических факторов, истребление врагами и паразитами, болезни и голод» (Шмальгаузен, 1946, стр. 90—91). Это видел и сам Дарвин, который в «Происхождении видов» приводит немало примеров борьбы за существование, протекающей без наличия перенаселения. Как правильно указывает акад. И. И. Шмальгаузен (там же, стр. 155), «только одна частная форма борьбы за существование — косвенная элиминация, при наличии активной конкуренции из-за пищи, определяется перенаселением».

Если, таким образом, вопрос о взаимоотношении между учением Мальтуса, мальтузианством, этим реакционнейшим буржуазным экономическим учением, с одной стороны, и учением Дарвина, дарвинизмом, этим подлинно материалистическим учением об историческом развитии живой природы — с другой, может считаться в настоящее время вполне выясненным и притом в том смысле, что между ними нет ничего общего, то иначе стоит вопрос о той роли, которую сыграло чтение сочинения Мальтуса в разработке Дарвином его теории естественного отбора. Для разъяснения этого вопроса обратимся сначала к заявлениям самого Дарвина. Энгельс был совершенно прав, указывая в «Анти-Дюринге», что «Дарвину вовсе не приходило в голову говорить, что *происхождение* идеи борьбы за существование следует искать у Мальтуса» (Ф. Энгельс, 1950, стр. 65). В самом деле, во «Введении» к «Происхождению видов» Дарвин, излагая план книги, указывает, что в 3-й главе будет «рассмотрена Борьба за существование, проявляющаяся между всеми органическими существами во всем мире и неизбежно вытекающая из возрастания их численности в геометрической прогрессии с высоким показателем [1]. Это, — говорит он, — учение Мальтуса, распространенное на оба царства — животных и растений» (Дарвин, 1939, стр. 272). То же Дарвин повторяет и в главе 3-й в разделе «Геометрическая прогрессия размножения» (там же, стр. 316), причем отмечает, что в животном и растительном мире не могут действовать чисто человеческие факторы: «...ни искусственное увеличение пищи, ни благоразумное воздержание от брака».

Через 9 лет во «Введении» к «Изменениям домашних животных и культурных растений» Дарвин еще более четко определяет то значение, которое имело для него чтение сочинения Мальтуса. Он говорит там, что довольно скоро пришел к мысли о происхождении одних форм организмов от других в результате их изменения на протяжении ряда поколений в различных условиях существования. «Но каким образом могла быть достигнута необходимая степень изменения, — пишет он, — это оставалось для меня необъяснимым в течение долгого времени и осталось бы навеки, если бы я не стал изучать одомашненные организмы и не получил бы, таким образом, правильного представления о могуществе Отбора. Как скоро я вполне усвоил эту мысль, я увидел при чтении книги Мальтуса о народонаселении, что Естественный Отбор есть неизбежный результат быстрого размножения всех живых существ, ибо мои долговременные наблюдения над образом жизни животных подготовили меня к правильной оценке значения

---

[1] В этом месте перевод несколько исправлен мною в соответствии с английским подлинником.— *С. С.*

борьбы за существование» (Дарвин, 1951, стр. 105—106). Здесь, следовательно, Дарвин излагает дело так, что идея естественного отбора родилась у него после того, как он уяснил себе сущность искусственного отбора, а так как явление борьбы за существование было ему хорошо известно и до этого времени, то оставалось связать процесс естественного отбора с действием борьбы за существование, или конкуренции, соревнования организмов, и вот в этом ему и помог якобы Мальтус, подсказавший роль перенаселения, быстрого «возрастания численности всех живых существ» в в этом процессе.

Примерно так же излагает Дарвин процесс создания своей теории в «Воспоминаниях» («Автобиографии»): в конце 1837 или в начале 1838 г. он понял, что «краеугольным камнем успехов человека в создании полезных рас животных и растений был отбор. Однако в течение некоторого времени, — говорит Дарвин, — для меня оставалось тайной, каким образом отбор мог быть применен к организмам, живущим в естественных условиях. В октябре 1938 г. т. е. спустя пятнадцать месяцев после того, как я приступил к своему систематическому исследованию, я случайно, ради развлечения, прочитал книгу Мальтуса «О народонаселении» и так как благодаря продолжительным наблюдениям над образом жизни животных и растений я был хорошо подготовлен к тому, чтобы оценить [значение] повсеместно происходящей борьбы за существование, меня сразу поразила мысль, что при таких условиях благоприятные изменения должны иметь тенденцию сохраняться, а неблагоприятные—уничтожаться. Результатом этого и должно быть образование новых видов. Теперь, наконец, я обладал теорией, с помощью которой можно было работать». (Дарвин, 1957, стр. 128—129). Эта третья версия дарвиновского рассказа о создании им его теории по началу создает такое впечатление, будто Дарвин утверждает, что сама идея естественного отбора возникла у него после прочтения книги Мальтуса. Однако это впечатление рассеивается. Результатом этого и должно быть образование новых видов. Теперь, «Изменений».

Таким образом, то, что Дарвин, *как ему казалось*, извлек из сочинения Мальтуса и что помогло ему, как он сам утверждает, построить теорию, «с помощью которой можно было работать», заключалось в идее перенаселения или, говоря его словами, в представлении о быстром «возрастании численности всех живых существ». Так, несомненно, думал сам Дарвин, если судить по трем приведенным выше его высказываниям. Однако этому впечатлению, возникшему у Дарвина после прочтения Мальтуса, противоречит ряд обстоятельств. Во-первых, как мы уже видели, Мальтус внушал своим «законом» идею, прямо противоположную представлению Дарвина, а именно — идею не быстрого, а наоборот, медленного темпа размножения животных и растений. Во-вторых, далеко не все формы борьбы за существование связаны с перенаселением и недостаточностью пищи, и Дарвин, как уже было сказано, показал в «Происхождении видов», что это отлично известно ему. В-третьих, не только борьба за существование, но и способность животных приносить огромное потомство, из которого выживают только немногие, были известны Дарвину с давних лет. Так, находясь осенью (в марте) 1834 г. на Фолклендских о-вах, он наблюдал крупного (до 3,5 дюймов длиною) морского слизня — большую белую дориду (Doris) и впервые сформулировал вопрос — на примере этого слизня — о соотношении между числом вынашиваемых яиц и встречаемостью взрослых особей. Уже в первом издании «Дневника натуралиста», которое вышло в свет в 1839 г., но последние корректуры которого были подписаны Дарвином к печати в октябре-ноябре 1837 г. (1957, стр. 162—163), Дарвин писал по этому поводу: «Сосчитав яйца большой белой дориды, я был поражен их необычайной многочисленностью... По самому скромному подсчету [каждая особь] несла 600.000 яиц. И тем не менее эта дорида несомненно встречается очень редко: хотя я неоднократно искал

ес под камнями, я нашел только семь особей» (Ch. Darwin, 1952, стр. 258, примечание).

Значение этого раннего наблюдения Дарвина было подчеркнуто им самим во втором издании «Дневника натуралиста», опубликованном в 1845 г., когда уже были написаны предварительные «Очерки» «Происхождения видов» 1842 и 1844 гг. К приведенному выше тексту примечания о дориде Дарвин добавил в 1845 г. следующую фразу: «Не существует заблуждения, более распространенного среди натуралистов, нежели убеждение в том, что численность какого-нибудь отдельного вида зависит от его силы размножения» (1935, стр. 173, примечание). Здесь явно содержится намек на то, что численность вида определяется прежде всего природой и размером тех препятствий, которые задерживают размножение вида. Нам кажется вполне вероятным, что именно эта идея — представление о разнообразных препятствиях, сдерживающих увеличение численности населения в данном районе, идея, в подтверждение которой Мальтус приводит обширный материал в первых двух книгах своего сочинения, могла действительно оказать известное влияние на Дарвина, а вовсе не «закон народонаселения», который, как показалось Дарвину, определил ход его мысли, но который он фактически преобразовал в духе, прямо противоположном идеям Мальтуса, как это блестяще доказали Маркс и Энгельс.

Помимо приведенных соображений, некоторое основание для такого предположения дает, как нам кажется, небольшая мало известная публикация Альфреда-Рассела Уоллеса «Заметка об отрывках из сочинения Мальтуса «Принципы народонаселения», внушивших Дарвину и мне идею Естественного Отбора» (A. R. Wallace, 1908, pp. 111—118). В этом заглавии, правда, представляются не вполне понятными два обстоятельства Во-первых, как мы уже видели, Дарвин нигде не говорит, что Мальтус внушил ему идею естественного отбора. Во-вторых, Уоллес не сообщает в тексте статьи оснований, позволивших ему заявить в заглавии, что приводимые им отрывки из Мальтуса повлияли не только на него, но и на Дарвина. Уоллес не говорит, беседовал ли он когда-нибудь с Дарвином на эту тему или не сообщил ли ему Дарвин об этом в каком-нибудь письме. Однако хорошо известная добросовестность Уоллеса побуждает нас думать, что какие-то основания у него были, и если первое из отмеченных обстоятельств можно рассматривать как простую оговорку, то второе не может быть ни оговоркой, ни выдумкой Уоллеса. Прямые или косвенные, но у Уоллеса, несомненно, были какие-то основания, позволившие ему выступить в ответственном научном органе (юбилейном издании Линнеевского общества, посвященном 50-летию заседания Общества 1 июля 1858 г.) с такого рода обязывающим заявлением.

Обращаясь к тексту статьи Уоллеса, следует прежде всего отметить то важное обстоятельство, что Уоллес, в противоположность Дарвину, совершенно не упоминает о «законе народонаселения», который изложен Мальтусом в I главе первой книги его сочинения. Уоллес говорит, что на него оказал воздействие не какой-либо определенный отрывок, а материал, сообщаемый Мальтусом в III—XII (и особенно в III—VIII) главах первой книги. В качестве примера, характеризующего, по словам Уоллеса, все содержание этих глав, он приводит отрывки из III и VIII глав. Он пишет, что все указанные главы, подобно приведенным им отрывкам, «содержат заимствованные из заслуживающих доверия источников подробные сведения о разнообразных причинах, снижающих количество населения диких и варварских народов в Америке, Африке и Азии, несмотря на то, что все они обладают способностью достаточно возрастать в числе, чтобы образовать густое население на любом из этих континентов в течение небольшого числа столетий» (там же, стр. 111). В заключительной части статьи Уоллес говорит, что к тому времени, когда он начал систематически размышлять над проблемой изменения видов, отдельные факты были им позабыты, но общее впечатление, произведенное на него задолго

до того указанными материалами книги Мальтуса, оказалось «глубоким и устойчивым». «Мне внезапно вспомнилось, — пишет он, — действие этих, как Мальтус называет их, «положительных препятствий» к возрастанию численности. Я увидел тогда, что человеческие войны, грабежи и разбои представлены в животном мире нападениями плотоядных на растительноядных и более сильных на более слабых. Голод, засухи, наводнения и зимние бури должны оказывать на животных даже более сильное воздействие, чем на людей: в то время как первые обладают способностью возрастания в числе, превосходящей соответствующую способность человека от двух до тысячи раз, никогда не прекращающееся ежегодное уничтожение животных также должно быть во много раз больше» (там же, стр. 117). Далее Уоллес показывает, как это представление о наличии препятствий, ограничивающих численность любого вида, привело его к мысли о выживании наиболее приспособленных и о гибели неприспособленных.

Интересно сопоставить с рассказом Уоллеса ту оценку материалов Мальтуса о «положительных препятствиях» к возрастанию численности, которую дает Маркс, столь блестяще показавший отвратительную роль, сыгранную Мальтусом в интересах аристократии и крупной буржуазии, фальсификацию Мальтусом науки, его плагиаторские нравы и т. д. Однако некоторую ценность собранных Мальтусом данных о «положительных препятствиях» к размножению разных народов (войны, грабежи, тяжкие налоги, голод и пр.), препятствиях, которые Маркс называет дисгармониями, он признает: «Единственная заслуга Мальтуса, в сопоставлении с жалкими проповедниками гармонии интересов, подвизающимися в буржуазной политической экономии, состоит именно в усиленном подчеркивании дисгармоний, которые он, правда, *отнюдь не открыл*, но которые он во всяком случае с поповски-самодовольным цинизмом фиксирует, размалевывает и выставляет напоказ» (К. Маркс, 1957, стр. 114).

Изложенные материалы позволяют, как нам кажется, сделать следующие выводы: 1) как показали Маркс и Энгельс, повторяющиеся со времени Дюринга попытки обвинить Дарвина в мальтузианстве не имеют под собой никаких оснований и вызваны стремлением противников дарвинизма дискредитировать учение Дарвина; 2) несмотря на трехкратное заявление Дарвина, что идея геометрической прогрессии животных и растений заимствована им у Мальтуса и составляет «недостающее звено» в его теории, теперь совершенно очевидно, что Дарвин глубоко заблуждался в этом отношении; 3) с некоторым основанием можно допустить, что на Дарвина, как и на Уоллеса (по собственному заявлению последнего), произвели известное впечатление собранные Мальтусом материалы по вопросу о дисгармониях в классовом человеческом обществе, натолкнувшие обоих биологов на мысль о том, что различного рода условия абиотической и биотической среды должны явиться неизбежной причиной борьбы за существование или жизненного состязания, конкуренции, соревнования и вести к естественному отбору.

Однако более непосредственный, прямой ответ на вопрос о роли Мальтуса в истории создания Дарвином теории естественного отбора могли бы дать эволюционные высказывания Дарвина, относящиеся к периоду до его знакомства с сочинением Мальтуса, если бы такого рода высказывания были Дарвином сделаны и дошли до нас. Единственным документом, в котором можно было бы надеяться найти подобные данные, является та «Записная книжка» по вопросам трансмутации видов, о которой Дарвин в своих «Воспоминаниях» пишет следующее: «В июле [1837 года] я начал свою первую записную книжку о фактах, относящихся к Происхождению Видов, — проблеме, над которой я уже давно размышлял» (1957, стр. 97). В своем «Дневнике» за 1837 г. Дарвин также кратко записал: «В июле начал первую записную книжку о „Трансмутации Видов“» (там же, стр. 162).

Как известно, эта «Записная книжка» сохранилась, и еще в 1887 г. Френсис Дарвин опубликовал несколько небольших отрывков из нее

(Ч. Дарвин, 1935, стр. 75—78 и 763—765). Этих отрывков было, однако, достаточно, чтобы увидеть, что дело идет далеко не об одних фактах, что «Записная книжка» заключает размышления Дарвина об эволюции, его соображения по поводу обнаруженных фактов, его полемические замечания по адресу противников эволюционной идеи. Френсис Дарвин опубликовал, в частности, одну запись Дарвина из «Записной книжки», в которой прямо говорится о том, что гибель вида, оказавшегося плохо приспособленным к условиям обитания, и, наоборот, процветание вида, находящегося в благоприятных для него условиях, основаны «на том принципе, что постоянно идущие изменения, вызванные последовательным [в ряде поколений] размножением на ограниченной территории и изменяющимися условиями, продолжаются и производятся в соответствии с приспособленностью к этим условиям, и потому гибель видов является следствием неприспособленности к условиям». Очевидно, что в этой фразе, пусть еще в достаточно сырой форме, высказана идея переживания приспособленных и вымирания неприспособленных. Исходя из этого, Френсис Дарвин в предисловии к первому изданию «Очерков» 1842 и 1844 гг. высказал следующую мысль: «Удивительно, что для того, чтобы дать ему [Ч. Дарвину] ключ к решению задачи, ему понадобился Мальтус... Я вряд ли могу сомневаться в том, что при его знакомстве с взаимозависимостью организмов и с тиранией условий, его опыт и без помощи Мальтуса выкристаллизовался бы в «теорию, с помощью которой можно работать» (Ch. Darwin, 1919, p. XVI).

К сожалению, на эти слова Френсиса Дарвина было обращено мало внимания. Практически они не оказали никакого воздействия на авторов, писавших о генезисе идей Дарвина, и в этом отчасти виноват сам Френсис Дарвин, который не довел начатого им важного дела до конца. «Записная книжка» Дарвина 1837—1838 гг., из которой Френсис Дарвин опубликовал только незначительные по объему отрывки, так и осталась неизданной полностью вплоть до настоящего времени. Это, возможно, давало повод думать, что содержание ее неопубликованной части представляет мало интереса. Следует, однако, обратить внимание на ту часть приведенной выше фразы Дарвина из его «Воспоминаний», где он, говоря о «Записной книжке», замечает, что она касалась проблемы, над которой он «уже давно размышлял». Отсюда можно заключить, что в «Записной книжке», начатой в июле 1837 г., Дарвин должен был достаточно подробно отразить эти свои длительные размышления. С другой стороны, опубликованные Норой Барло «Записные книжки» 1832—1836 гг. содержат и ряд записей Дарвина 1836—1837 гг. (Дарвин, 1949, стр. 277—287), относящихся к проблеме происхождения видов, из чего можно сделать вывод, что в специальной «Записной книжке» по вопросу о трансмутации видов соответствующие записи были продолжены и развернуты значительно более подробно. Так или иначе, представлялось крайне желательным ознакомиться со всем текстом «Записной книжки» Дарвина 1837 г., и поэтому мы обратились к библиотеке Кембриджского университета, где хранятся все научные рукописи Дарвина, с просьбой о предоставлении нам фотокопии «Записной книжки» 1837 г. Библиотека Кембриджского университета и ее секретарь м-р А. Тиллотсон с величайшей любезностью откликнулись на нашу просьбу, предоставив нам фотокопию «Записной книжки» и право издания русского перевода ее.

Расшифровка крайне неразборчиво написанной рукописи Дарвина и перевод ее на русский язык показали, что наши ожидания и затраченные нами усилия оказались вполне оправданными: первая «Записная книжка» Дарвина по вопросу о трансмутации видов содержит обильнейший материал для суждения об эволюционных воззрениях Дарвина и о его работе над проблемой происхождения видов в период до февраля-марта 1838 г., т. е. за 7—8 месяцев до того времени, когда он впервые прочитал сочинение Мальтуса. Правда, и сейчас мы не можем составить себе вполне отчет-

ливое представление об эволюционных воззрениях Дарвина в рассматриваемый период. Причины этого заключаются в следующем: во-первых, как указывает сам Дарвин на первой странице «Записной книжки», он, работая в 1856 г. над своим большим трудом о видах, вырезал из «Записной книжки» 1837—1838 гг. «все полезные [как он говорит] страницы»; таких вырезанных листков 28 (56 страничек), и у нас нет почти никаких данных для суждения об их содержании; во-вторых, некоторое количество слов и фраз нам не удалось пока расшифровать; в-третьих, в расшифрованном тексте, объем которого равен приблизительно трем авторским листам, имеется достаточно большое количество фраз, смысл которых остается для нас пока неясным, что может вызываться как неправильным прочтением нами отдельных слов и неверно расставленной нами пунктуацией, так и крайней сжатостью, почти условностью, с которой Дарвин записывал свои мысли. Все это, разумеется, снижает ценность проделанной нами работы и возможность восстановления в достаточно отчетливой и полной форме эволюционных воззрений Дарвина в их первом, наиболее раннем варианте, но и то, что удалось выяснить, представляется весьма значительным.

В настоящей статье мы дадим краткий общий обзор основных эволюционных положений Дарвина в той форме, как они высказаны им в «Записной книжке» 1837—1838 гг., причем несколько более подробно остановимся на вопросах, связанных с первыми шагами Дарвина в формулировке теории естественного отбора, и на мыслях Дарвина по вопросу о происхождении человека. В большинстве случаев мы будем излагать высказывания Дарвина своими словами, лишь в наиболее существенных случаях цитируя тексты «Записной книжки» буквально. Полный текст «Записной книжки» 1837—1838 гг. появится в IX томе академического издания «Сочинений» Дарвина, который выйдет в свет в 1959 г. — в столетнюю годовщину выхода в свет «Происхождения видов».

В самом начале «Записной книжки» Дарвин останавливается на двух идеях, значение которых для построения эволюционного учения представляется ему исключительно важным и к которым он неоднократно возвращается на протяжении всей «Записной книжки». Первая из этих идей заключается в том, что в процессе размножения организмы из поколения в поколение изменяются, причем изменчивость эта проявляется в наибольшей мере при половом размножении, между тем как при размножении бесполом потомство почти в точности повторяет своих родителей. С другой стороны, условия окружающего мира также постоянно изменяются. Взрослый организм с «фиксированной», как говорит Дарвин, организацией не в состоянии приспособиться к изменившимся условиям среды. Отсюда Дарвин делает вывод, что «образование потомства служит для изменения и приспособления расы к *изменяющемуся* миру». «Потому,— говорит он,— жизнь отдельной особи коротка, потому такое высокое назначение имеет образование потомства».

Таким образом, при построении своего учения Дарвин исходит из того положения, что тенденция к варьированию, проявляющаяся при образовании потомства половым путем, и воздействие на организм изменяющихся условий среды — две основные предпосылки исторически развертывающегося эволюционного процесса. На нескольких изолированных островах организмы одного вида должны в конце концов стать различными, образовать разновидности и разные виды, если они живут там достаточно долго и раздельно хотя бы в незначительно различающихся условиях. И если говорят, что египетские кошки, собаки, ибисы остались неизменными с древности, то весьма сомнительно, останутся ли они неизменными и в том случае, если какую-нибудь пару изолировать на новом для нее острове. Точно так же при переходе из одного климата в другой на одном и том же континенте близкие виды «замещают» друг друга. И это же происходит на одной и той же территории во времени. «Согласно этому представлению, — говорит Дарвин, — мы можем видеть, почему какая-либо форма

специфична для данного континента: все они потомки одного общего предка». Страны, в геолого-географическом отношении давно отделенные друг от друга, характеризуются наибольшими различиями в составе населяющих их организмов, вплоть до образования в них различных типов организации, как например сумчатые, столь характерные для Австралии.

Таковы в очень сжатой форме эволюционные мысли Дарвина, которыми открывается «Записная книжка». Мы видим, что Дарвин делает здесь первую попытку обобщить наблюдения и факты, произведенные и собранные им во время путешествия. Идея, которую он формулирует, заключается в том, что на протяжении веков все организмы обнаруживают в условиях изменяющейся среды тенденцию изменяться и в конце концов одни виды преобразуются в другие. Дарвин доказывает далее, что этот процесс связан с совершенствованием, усложнением и возникновением все большего разнообразия организмов. «Было время,— говорит Дарвин,— когда не существовало никаких млекопитающих; они возникли путем последовательного размножения от какого-то иного ряда организмов, как и все остальное в мире». Он считает, что «простейшее не может не стать более сложным». Первично возникшие монады должны были быть, поскольку мир в прошлые геологические эпохи был более однородным, довольно сходными повсюду на земле в сходных климатах. Но дифференциация условий должна приводить ко все большей дифференциации организмов, которые изменяются, развиваются и совершенствуются. И наоборот, существование завершено, если не происходит больше никаких изменений. Животные погибали бы при отсутствии в стране каких бы то ни было дополнительных изменений. «Они вымирают, если не изменяются». Эволюция — это «процесс порождения *видов,* подобный процессу порождения *особей»* при индивидуальном развитии.

На протяжении всей «Записной книжки» Дарвин не прекращает доказывать никчемность креационизма, по сравнению с его, Дарвина, новыми эволюционными воззрениями. Нужно считать твердо установленным, что одни виды вымирают и другие приходят на их место. Каким образом это возможно объяснить? Новыми актами творения? — спрашивает Дарвин. И отвечает: но это простое предположение, которое не дает никакого объяснения. Если действительно имели место новые акты творения, то почему крупные млекопитающие не были созданы в Новой Зеландии? Если же принять теорию, по которой виды порождают друг друга, то ответ на этот вопрос может быть дан. Что же, — спрашивает Дарвин в другом месте, — неужели творец продолжал, начиная с кембрийской формации, создавать животных все того же общего строения? И отвечает: жалкая, ограниченная точка зрения.

Обращаясь к вопросу о причинах изменчивости, Дарвин, как и в будущем, в своих законченных произведениях, не раз подчеркивает, что мы далеко не всегда в состоянии указать конкретную причину изменения. Ясно во всяком случае одно: изменения порождаются материальными причинами, ни в коем случае нельзя думать, что они представляют собой результат воли животного. «Моя теория совершенно отлична от теории Ламарка, — говорит Дарвин. — Учение Ламарка о «желании» абсурдно». Развивая дальше мысль об истинных причинах изменчивости, он пишет: «Я сказал бы: изменения были результатом действия внешних причин, о которых мы ничего не знаем, как не знаем, например, почему семена проса коричневые, голова у снегиря черная, почему в железах глотки имеется йод, или почему окраска оперения меняется у птиц во время перелета, или как создать индийских коров с горбом, или свиней с раздвоенным копытом на ногах». Однако уже на этой стадии разработки своего учения Дарвин отчетливо указывает на то, что сама по себе изменчивость, возникающая под воздействием материальных изменений среды, не в состоянии объяснить возникновения новых видов, и точно так же сами по себе внешние условия

не могли бы, — говорит он, — произвести виды, столь близкие друг к другу, как патагонская птичка чеукау и галапагосский дрозд-пересмешник. Только происхождение от общих предков, при наличии тенденции к изменчивости, под воздействием изменяющихся условий среды или при развитии в различных физико-географических условиях может привести к образованию новых видов.

Дарвин, однако, уже в то время отчетливо сознавал, что сложный процесс видообразования не так-то просто объяснить одними только изложенными положениями. Множество страниц его «Записной книжки» занято фактическим материалом из самых разнообразных областей биологии и обсуждением этого материала. Большое внимание Дарвин уделяет вопросам наследственности, скрещивания, а также данным палеонтологии, зоо- и фитогеографии и систематики животных и растений. В рассуждениях Дарвина по проблеме скрещивания интересно отметить запись, показывающую, что уже в конце 1837 г. Дарвин отдавал себе полный отчет в огромном значении, которое имеет скрещивание различных линий одной расы, развивавшихся в разных условиях среды, для рождения высокожизнеспособных и плодовитых потомков. «В случае с ищейками Фокса,— пишет в этой заметке Дарвин,— небольшая примесь была бы, вероятно, полезна, а именно — скрещивание с ищейками из других районов Англии».

На протяжении всей «Записной книжки» Дарвин любой факт целеустремленно оценивает с позиции своих новых воззрений. Вот палеонтологический пример: «Сапажу и опоссум, ископаемые остатки которых найдены в Европе, в настоящее время свойственны только Южному полушарию. Если бы эти находки подтвердились, это послужило бы указанием на *центр происхождения* млекопитающих. Я положительно убежден, что очень сильные доказательства [в пользу учения о происхождении видов эволюционным путем] могут быть выведены из данных прошлого мира». Но еще большее значение для доказательства идеи эволюции Дарвин в то время придавал фактам географического характера. Фауна островов в ее отношении к фауне ближайших континентов, распределение близких форм в различных физико-климатических условиях, наличие своеобразных фаун на геологически давно изолированных участках суши, отсутствие крупных млекопитающих на островах, средства распространения растений и животных, роль географических преград в установлении ареалов различных форм и значение географической изоляции в процессе видообразования — все эти и многие другие проблемы географического характера имели, как это с очевидностью показывает «Записная книжка» Дарвина, решающее значение в его отходе от креационизма и в формировании его эволюционных воззрений. Хорошо известна та огромная роль, которую сыграли в этом отношении наблюдения Дарвина над характером фауны и флоры Галапагосских островов и отношение между этой фауной и флорой и животным и растительным населением тропической Южной Америки.

Мы находим далее в «Записной книжке» большой материал морфологического и систематического характера, причем многие факты, на которые опирается здесь Дарвин, хорошо знакомы нам по его позднейшим произведениям. Не входя в дальнейшие подробности, мы можем здесь ограничиться констатацией того факта, что в этот первый период разработки Дарвином его теории в центре его внимания стоял вопрос о неспособности старой теории — креационистского учения — дать сколько-нибудь убедительное объяснение каким-либо фактам или явлениям в области географического распределения организмов, соотношения между вымершими и современными животными, морфологии животных различных групп, системы животного и растительного мира и т. д. Между тем, с позиции эволюционной идеи большинство самых запутанных вопросов как во всех упомянутых, так и в ряде других областей и проблем биологии начинало, как это видел Дарвин, проясняться. Замечательно, что обсуждая научное бессилие учения о новых актах творения, молодой ученый мог уже тогда запи-

сать на одной из страниц «Записной книжки»: преимущество научной теории в том, что «разнородные факты оказываются связанными».

Мы видим, следовательно, что уже в то время, в течение первого года систематического исследования проблемы исторического развития организмов, Дарвин, как это показывает «Записная книжка», достиг достаточно большой отчетливости в формулировке или, во всяком случае, в постановке ряда таких важных элементов эволюционного понимания органического мира, как изменчивость и наследственность организмов, значение для их развития условий окружающей среды, единство морфологического строения, генетическое родство организмов и, наконец, фактор времени. К этому следует добавить,что, как уже было выше указано, борьбу за существование Дарвин наблюдал в обширных размерах и разнообразных формах во время своего кругосветного путешествия на «Бигле» и картины ее запечатлел на страницах своего «Дневника исследований», не говоря о том, что он, конечно, отлично помнил то поэтическое описание борьбы за существование, которое дал его дед Эразм Дарвин в своей эволюционной поэме «Храм природы» (Э. Дарвин, 1954, стр. 57—58). Наконец, знакомую ему из той же поэмы Эразма Дарвина (там же, стр. 65—66) способность животных и растений давать неисчислимое потомство, значительная часть которого гибнет в борьбе за существование, Дарвин мог, конечно, также наблюдать в широких размерах, и мы знаем даже, что в отношении большой белой дориды он сопоставил эту огромную размножаемость с крайне редкой встречаемостью взрослых особей дориды (см. выше). Можно ли, однако, сказать, что уже до марта 1838 г., когда Дарвин временно прекратил работу над проблемой происхождения видов, он уже ставил перед собой вопрос о с п о с о б е о б р а з о в а н и я новых видов и пытался на этот вопрос ответить? «Записная книжка» 1837—1838 гг. позволяет нам дать совершенно утвердительный ответ на этот вопрос.

На одной из первых страниц «Записной книжки» Дарвин говорит о «законе приспособления», следствием которого и является изменение видов. Он, однако, не расшифровывает смысла, который вкладывает здесь в понятие «закон приспособления»; Дарвин лишь противополагает этот закон приспособления ламарковской воле животного, якобы преобразующей виды, и вместе с тем уподобляет «закон приспособления» законам, регулирующим в неорганической природе образование кислоты и щелочи. Хотя это уподобление для нас не вполне понятно и справедливо кажется нам грубо механистическим, оно все же весьма знаменательно, так как характеризует тот материалистический путь, на который Дарвин стал почти с самого начала своей научной деятельности. Уже через несколько страниц, развивая мысль об образовании в пределах одного рода группы близких аберрантных видов, он задает вопрос, нельзя ли в явлениях такого рода обнаружить тот «пункт, от которого два благоприятствуемых признака начинают расходиться?» Эта фраза особенно замечательна по следующим причинам: во-первых, Дарвин в этой записи, относящейся определенно к июлю 1837 г., в п е р в ы е, насколько нам известно, применил этот, ставший впоследствии характерным для его теории, термин «б л а г о п р и я т с т в у е м ы й п р и з н а к»; во-вторых, Дарвин, как хорошо известно, считал, что и д е я р а с х о ж д е н и я п р и з н а к о в — одна из краеугольных идей всей теории естественного отбора — впервые возникла у него после 1844 г. (1957, стр.129), между тем как и здесь и на стр. 213 «Записной книжки», относящейся к концу 1837 г., мы находим отчетливо высказанное представление о расхождении признаков. Очевидно, из памяти Дарвина полностью ускользнуло, что в 1837 г. он не только говорил уже о расхождении признаков, но и наметил решение этой проблемы, которое в «Воспоминаниях» сформулировал в следующих словах: «Решение это состоит в том, что измененное потомство всех господствующих и количественно возрастающих форм имеет тенденцию приспособиться к многочисленным и чрезвычайно разнообразным местам в экономии природы» (там

же). На указанной стр. 213 «Записной книжки» мы находим следующую замечательную запись, содержащую, наряду с определением понятия «вид», пример расхождения признаков, полностью соответствующий только что приведенному месту из «Воспоминаний». Вид Дарвин определяет как группу организмов, очень близких по строению и сохраняющих постоянство признаков *во всем их объеме*. А отсюда он делает следующий вывод: «Следовательно, виды могут быть *хорошими* и вместе с тем *почти не различаться по какому-либо внешнему признаку*. Например, два крапивника, привыкшие посещать два разных острова, на одном из которых имеется один род трав, а на другом — другой, могли изменить организацию желудка и с этих пор оставаться различными» (подчеркнуто нами. — *С. С.*). Конечно, пример этот придуманный, но он ясно показывает, как далеко ушел Дарвин к концу 1837 г. в построении своей теории. Здесь дана схема дифференциации одного вида на два при возникновении у разных особей вида признаков, «благоприятствуемых» в различных условиях среды.

Если, далее, учесть, что между стр. 28, где находится запись о пункте, от которого два «благоприятствуемых» признака начинают расходиться, и стр. 213 с записью о крапивниках находится (стр. 37—39) та запись, в которой речь идет о вымирании «плохо приспособленных видов» и процветании видов, находящихся в «благоприятных условиях» (об этой записи, сообщенной Ф. Дарвином, мы уже говорили выше), то становится почти очевидным, что, делая запись о расхождении признаков и образовании двух разновидностей крапивника, Дарвин должен был иметь в виду, что промежуточные формы, не обладавшие ни одним из двух «благоприятствуемых» признаков, оказались неприспособленными и должны были вымереть.

Мы находим в «Записной книжке» и дальнейшие подтверждения этого. На стр. 90 (т. е. опять-таки *до* записи о крапивниках) Дарвин задает следующий вопрос: «Не производит ли каждый вид животных на протяжении веков десять тысяч разновидностей (которые в свою очередь подвергаются, быть может, действию условий среды), из коих сохраняются только одни те, которые хорошо приспособлены?» Если это так,— продолжает Дарвин, — то «это объясняло бы, почему каждая триба действует по отношению ко всем другим, как в пустоте». Последнюю фразу можно, как нам кажется, истолковать в том смысле, что Дарвин в такой своеобразной форме выразил идею внутривидовых различий и внутривидовой конкуренции.

Одновременно мысль Дарвина направляется и на вопрос об относительном характере приспособленности организма к условиям среды. Органы или признаки, которые могли быть полезными у предка, в новых условиях могут оказаться бесполезными или даже вредными. Дарвину ясно, что «животные не приспособлены к условиям любой страны». «Почему, — спрашивает он, — сумчатые и неполнозубые оставили виды [т. е. почему древние их виды сменились современными] только в пределах южного полушария или поблизости от него? Не возникли ли они в различных местах, но в некоторых вымерли? Почему ископаемая лошадь не оставила потомков в Южной Америке, между тем как лошадь в Африке сохранилась в виде своих измененных потомков — зебр? Потому, — отвечает он, — что для каждого вида может наступить такой момент, когда новые, неблагоприятные для него условия, к которым он плохо или совсем не приспособлен, приводят либо к полному его вымиранию, либо к замене его измененными потомками, образовавшими новый вид, приспособленный к новым условиям среды. Весь эволюционный процесс представляется Дарвину как процесс непрерывно идущего приспособления к изменяющимся условиям среды. Нет абсолютного совершенства, оно всегда относительно. Все млекопитающие происходят от одного ствола, но, согласно нашему представлению о совершенстве, этот единственный ствол нельзя

считать самым совершенным—говорит он. В условиях, например, мезозойского периода самыми совершенными животными были гигантские вымершие рептилии. Другой вопрос, не совершенствуется ли животное царство в целом в результате замены рептилий млекопитающими, что может представлять собою только процесс приспособления к изменяющемуся миру.

По-видимому, мысль Дарвина быстро шла к заключительному этапу, к такому синтезу имевшихся уже у него в руках фактов и сложившихся к тому моменту элементов теории и решений отдельных проблем, который уже тогда, в весенние месяцы 1838 г., должен был отлиться в законченную теорию естественного отбора. Дарвин говорит в разных местах «Записной книжки» о повышенной и слабой плодовитости у видов, несущественно отличающихся друг от друга в морфолого-систематическом отношении, о роли гибридизации в получении домашних пород с новыми полезными признаками, о сглаживающей роли скрещивания. На примерах, взятых из сельскохозяйственной практики, он пытается решить вопрос о том, «каков объем различий, которые совершенствуют вид или, наоборот, препятствуют его совершенствованию». В «Записной книжке» мало записей, относящихся к проблеме искусственного отбора. Однако записи на эту тему, встречающиеся в «Записных книжках» Дарвина, которые он вел во время путешествия, но на свободные страницы которых продолжал наносить различного рода записи в 1836—1839 гг. (Дарвин, 1949, стр. 277—284), а также приведенные выше отрывки из «Изменений животных и растений» и из «Воспоминаний», где Дарвин заявляет, что процесс искусственного отбора он уяснил себе еще до знакомства с сочинением Мальтуса, не оставляют сомнений в том, что уже до октября 1838 г. и этот элемент эволюционной концепции Дарвина был у него в основном готов.

Учитывая все приведенные данные, не приходится сомневаться в том, что, если бы Дарвин и после февраля 1838 г. продолжил свою работу над проблемой происхождения видов во взятом ранее темпе, он завершил бы свою теорию без помощи Мальтуса. Дело, однако, пошло несколько иначе. В «Дневнике» Дарвина мы находим запись от 25 февраля 1838 г. следующего содержания: «Много размышлял о сущности вида и читал больше, чем обычно [по этому вопросу?]» (1957, стр. 163). Однако с марта по октябрь Дарвин почти полностью переключился на свои зоологические и геологические работы, о чем свидетельствуют все записи за эти месяцы (там же, стр. 163—164). 1 мая он отмечает: «Ничего не делал по видам»; в начале июня: «Готовил первую часть «Птиц». Кое-что по геологии Сант-Яго и по теории видов»; 14 сентября: «Растратил по мелочам несколько предыдущих дней, работая над трансмутационной теорией и исправляя статью о Глен-Рое». В июне — сентябре, правда, Дарвин, как он пишет, «много размышлял о религии», и эти его размышления были связаны, несомненно, с отказом от религиозных представлений и переходом к научным эволюционным представлениям о происхождении и развитии органического мира (Дарвин, 1957, стр. 18; Соболь, 1957, стр. 370), но тут речь шла не о теории естественного отбора, а о замене библейского рассказа о сотворении богом растений, животных и человека учением об историческом, эволюционном развитии органического мира. Таким образом, к октябрю 1838 г. Дарвин мало подвинулся вперед в разработке теории естественного отбора, по сравнению с тем, что было сделано им с июля 1837 по конец февраля 1838 г. Однако в октябре, когда Дарвин, как он рассказывает в «Воспоминаниях», прочитал Мальтуса, его «сразу поразила мысль», что повсеместно происходящая борьба за существование должна вести к сохранению благоприятных и уничтожению неблагоприятных изменений, и возникновение у него этой мысли он не только приписал воздействию на него книги Мальтуса, но впоследствии, через 20 лет, написал в своем «Введении» к «Происхождению видов», что учение о борьбе за существование — это «учение Мальтуса, распространенное на оба царства — животных и растений». Мы уже показали выше всю гиперболичность и оши-

бочность этих заявлений Дарвина. Не ясно ли, что чтение книги Мальтуса послужило, как это часто бывает, просто внешним толчком, пробудившим в сознании Дарвина весь огромный, уже ранее накопленный и подготовленный к окончательной формулировке материал, и только в этом смысле помогший Дарвину быстро завершить начатую им за 15 месяцев и прерванную за 7—8 месяцев до того работу? И не подтверждается ли это словами самого Дарвина: «...так как благодаря продолжительным наблюдениям над образом жизни животных и растений я был хорошо подготовлен к тому, чтобы оценить [значение] повсеместно происходящей борьбы за существование, меня сразу поразила мысль...»? Дарвин имел все основания совершенно не упоминать имени Мальтуса в «Происхождении видов» и в «Изменениях домашних животных и культурных растений», как не упомянул Мальтуса Уоллес в своей статье «О стремлении разновидностей к неограниченному отклонению от первоначального типа» (Дарвин, 1939, стр. 244—252), доложенной Ч. Ляйеллем и Дж. Д. Гукером 1 июля 1858 г. на специальном заседании Линнеевского общества вместе с документами Дарвина, доказывавшими его приоритет в создании теории естественного отбора. Нам кажется, что есть все основания утверждать, что упоминание Дарвином в его двух больших трудах имени Мальтуса объясняется исключительной щепетильностью Дарвина, его боязнью ущемить чьи бы то ни было интересы, его страхом — не перед людьми, а перед собственной совестью — оказаться в положении автора, «укравшего» чью-то мысль, хотя бы и у пресловутого Мальтуса, который был, как метко его назвал Маркс, «профессиональным *плагиатором*» (К. Маркс, 1957, стр. 108).

В заключение следует остановиться еще на одном моменте научного творчества Дарвина, поскольку представляется возможным осветить его по-новому благодаря материалам «Записной книжки» 1837—1838 гг. Речь идет о проблеме происхождения человека. Как хорошо известно, в 1859 г. в «Происхождении видов» Дарвин ограничился по этому вопросу только одной всем известной фразой: «Много света будет пролито на происхождение человека и его историю» (1939, стр. 665), а трактат Дарвина «О происхождении человека» был впервые опубликован им лишь через 12 лет в 1871 г. В «Воспоминаниях» Дарвин писал по этому поводу: «Как только я пришел к убеждению, в 1837 или 1838 году, что виды представляют собой продукт изменения, я не мог уклониться от мысли, что и человек должен был произойти в силу того же закона» (1957, стр. 140—141). Абсолютная точность этих слов Дарвина полностью подтверждается его «Записной книжкой», в которой имеется ряд записей, не оставляющих и тени сомнения в том, что Дарвин действительно уже в 1837—1838 гг. в самой общей форме, но совершенно недвусмысленно решил вопрос о животной природе человека и о происхождении человека от обезьянообразных предков.

Мы приведем здесь только две-три из многочисленных записей Дарвина, относящихся к проблеме происхождения человека. Дарвин указывает на сравнительную молодость человека как самостоятельного вида млекопитающих. Он пишет: «Так как у человека не было еще времени для образования хороших видов, то вместе с ним их не могли образовать и домашние животные». В другой записи он говорит о том, что первичное возникновение человека должно было произойти в одном каком-либо пункте, из которого он затем начал свое медленное расселение по поверхности Земли: «До тех пор,— пишет Дарвин,— пока человек приобрел разум, он должен был оставаться животным с ограниченной областью распространения, а отсюда — вероятность того, что он начал распространяться по Земле из одного пункта». Уже в самом начале своего научного творчества Дарвин с гениальной прозорливостью находил стихийно-материалистическое решение почти любого вопроса, за разрешение которого брался.

В других местах «Записной книжки» Дарвин развивает мысль, что, по сравнению с насекомыми, с их сложными инстинктами, происхождение человека кажется ему не более, а менее удивительным. Он хочет этим ска-

зать, что путь от обезьянообразных предков до современного человека значительно короче, нежели от низших насекомых до насекомых, обладающих сложными строительными и другими инстинктами. Он пишет: хотя «ничто не сравнимо с первым мыслящим существом», но ему, этому существу, т. е. человеку, «предстояло пройти путь не столь большой, каким представляется путь между наиболее совершенными насекомыми и такими низшими формами, как, например, клещи» (следует вспомнить, что во времена Дарвина паукообразные с клещами и насекомые в современном понимании часто объединялись в один тип «насекомых» в широком смысле слова). «Различие, — пишет Дарвин в другом месте, — таково, что между человеком и высшими животными, т. е. млекопитающими, существует обширный разрыв, но разрыв этот больше по уму, чем по строению тела». И как бы желая подчеркнуть, что и первое — психическое — различие все же не является принципиальным и не отрывает человека от животного мира (мысль, которая, как мы знаем, составляет один из стержней дарвиновской монографии о происхождении человека), Дарвин пишет: «Ляйелль исследует оранг-утанга и говорит: до сих пор я пойду, но не дальше!». Достаточно очевидно, что в противоположность своему учителю и другу (Ляйелль, 1866, т. II, стр. 298) Дарвин решился сделать этот дальнейший шаг уже в 1837 г., но только через 35 лет, в 1871 г., выступил с развернутым обоснованием своих представлений о происхождении человека.

* * *

Считаю своим приятным долгом выразить глубокую признательность библиотеке Кембриджского университета и ее секретарю м-ру А. Тиллотсону, которые любезно предоставили в мое распоряжение микрофильм «Записной книжки» Дарвина 1837—1838 гг.

ЛИТЕРАТУРА

Дарвин Ч., 1935. Сочинения, т. 1, Путешествие натуралиста вокруг света (Путевой дневник, стр. 423—564), под ред. С. Л. Соболя, Биомедгиз, М.—Л.—1949. Сочинения, т. 3, Происхождение видов путем естественного отбора, под ред. проф. А. Д. Некрасова, Изд-во АН СССР, М.—Л.—1949. Путешествие на корабле «Бигль». Письма и Записные книжки. По неопубликованным рукописям издала и комментировала Нора Барло. Пер. Э. Д. Маневич, под ред. и с предисл. С. Л. Соболя, ИЛ, М.—1951. Сочинения, т. 4, Изменения домашних животных и культурных растений, под ред. акад. Е. Н. Павловского, Изд-во АН СССР, М.—Л.—1957. Воспоминания о развитии моего ума и характера (Автобиография). Дневник работы и жизни. Полный пер. с рукописей Дарвина, вступит. статья и комментарии проф. С. Л. Соболя, Изд-во АН СССР, М.

Дарвин Э., 1954. Храм природы. Пер. Н. А. Холодковского. Предисл., ред. и комментарии акад. Е. Н. Павловского, Изд-во АН СССР, М.

Ляйелль Ч., 1866. Основные начала геологии, перев. А. Мина, т. I—II, М.

Маркс К.— Энгельс Ф., 1947. Избранные письма, Госполитиздат.

Маркс К., 1957. Теории прибавочной стоимости, ч. II, Госполитиздат.

Мечников И. И. 1943. О дарвинизме. Сб. статей под ред. акад. В. Л. Комарова и проф. Р. И. Белкина, Изд-во АН СССР, М.—Л.

Соболь С. Л., 1957. Мировоззрение Ч. Дарвина в свете некоторых новых данных, Изв. АН СССР. Серия биол., № 3.

Шмальгаузен И. И., 1946. Проблемы дарвинизма, Изд-во «Сов. наука», М.

Энгельс Ф., 1950. Анти-Дюринг, Госполитиздат.

Darwin C., 1837—1838. Notebook, University Library, Cambridge, England, Darwin papers (unpublished).— 1887 (1888). Life and letters... ed. by his son Francis Darwin, Vls. I—III, J. Murray, London,— 1903. More letters, ed. by Fr. Darwin and A. C. Seward, Vls. I—II, J. Murray, London —1909. The foundations of the origin of species. Two essays written in 1842 and 1844, ed. by his son Francis Darwin, Cambridge, University Press.— 1933. Diary of the voyage of H. M. S. «Beagle», ed. from the MS by Nora Barlow, Cambridge, University Press.— 1945. The voyage of the Beagle, unpubished letters and notebooks, ed. with an Introduction by Nora Barlow, Pilot Press, London.— 1952. Journal of researches into the Geology and Natural History of the various countries visited by H. M. S. Beagle, Facsimile reprint of the first edition (1839), Hafner, New York — London.

Wallace A. R., 1908. Note on the passages of Malthus's «Principles of population» which suggested the idea of natural selection to Darwin and myself. В кн.: The Darwin — Wallace celebration held on Thursday, Ist July, 1908, by the Linnean Society of London, London, 1908.

EVOLUTIONARY CONCEPTION OF CH. DARWIN DURING THE PERIOD PRECEDING HIS ACQUAINTANCE WITH MALTHUS'S THEORY

(According to unpublished «Notebook» for 1837—1838)

S. L. SOBOL'

Institute of History of Natural Science and Technique, Academy of Sciences of the USSR (Moscow)

Summary

Up to the present time the complete text of the «First Notebook on Transmutation of Species) which was kept by Charles Darwin from July 1837 to February 1838 remains unpublished. Meanwhile, it contains very important data allowing to judge how Darwin's theory of natural selection did form at the first stages of his scientific work.

Even in 1909, Francis Darwin when referring to one of the entries of the «Notebook» showed that Darwin's development of the theory of natural selection might have been completed entirely without Malthus's help. K. Marx, F. Engels and other authors showed, that in essential Darwin disproves Malthus, since the latter claimed as if the means of subsistence of man, that is, plant and animal kingdoms, tended to increase in «arithmetical» progression, whereas Darwin proved just the contrary, namely, the tendency of any plant and animal species to increase in geometrical progression. Wallace in 1908 stated in his paper that it was only the data on the so-called «positive checks» to the increase of population in different regions of the Earth, collected by Malthus, which served as a stimulation to the formulation of the theory of natural selection made by him and Darwin; Wallace does not even mention Malthus's «ratios of the increase of population and food».

Analysis of the «Notebook» for 1837—1838, of the first edition of the «Journal of Researches» (published in 1839 but signed by Darwin even in 1837) and that of a number of other early documents of Darwin indubitably shows that in the early spring of 1838, 7—8 months previous to his acquaintance with Malthus's work, all the elements of the theory of natural selection were formed in Darwin's mind. He not only formulated the thesis of the extinction of non-adapted and preservation of favoured races, not only collected a vast material on the variability, heredity and struggle for existence, but he developed as well the idea of the relation between the vast number of eggs and embryos of any species, and the rare occurrence of the adult, sexually mature individuals. More than that, in the «Notebook» the idea of the divergence of characters is clearly stated, though this idea Darwin himself supposed to have risen only after 1844.

Thus it is beyond doubt that in February — March 1838 Darwin approached the definitive synthesis of his theory of natural selection. However, from March to October 1838 he devoted himself to his geological and zoological works almost abandoning the work on the problem of the origin of species (cf. his unpublished «Personal Diary» for 1838). Reading Malthus's book in October 1838 served, as it often happens, as an incitement which stimulated Darwin to give the final formulation to the vast material collected and prepared before. It is in this sense only that Malthus's book helped Darwin to complete the work which he began 15 months ago.

It is interesting to note that in the «Notebook» for 1837—1838 Darwin unequivocally expressed his opinion in favour of the animal nature of man and the origin of man from monkey-like ancestors which have had to take place, as Darwin stated, in some single centrum.

The author's best thanks are due to the Library of Cambridge University, and to its Secretary Mr. A. Tillotson, who kindly left the microfilm of Darwin's «Notebook» for 1837—1838 at the disposal of the author.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 5

НЕКОТОРЫЕ ОСНОВНЫЕ ВОПРОСЫ ДИНАМИКИ НАСЕЛЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

Н. П. НАУМОВ

Кафедра зоологии позвоночных Московского государственного университета и отдел инфекций с природной очаговостью Института эпидемиологии и микробиологии Академии медицинских наук СССР (Москва)

Вводные замечания

Можно утверждать, что среди проблем современной экологии нет более важной, нежели проблема численности, т. е. динамики населения.

Главенствующее положение этой проблемы подтверждается тем, что основные экологические обобщения и главные спорные вопросы связаны с ней. Достаточно вспомнить «закон минимума» Либиха, «теорию биотического потенциала» Р. Чэпмана, теорию С. А. Северцова о связях плодовитости и продолжительности жизни, «математическую теорию борьбы за существование» (взаимодействия пищи, ее потребителей и конкурентов), связанную с именами В. Вольтера и Г. Ф. Гаузе, теорию Ч. Эльтона «об автоматическом регулировании численности», представления А. Николсона о «балансе популяций», «эпизоотологический закон» Фарра и многое другое. По многим из этих вопросов точки зрения отдельных ученых, взгляды советских и зарубежных исследователей неодинаковы, а иногда и противоположны. Частные и общие вопросы проблемы численности энергично разрабатываются во всем мире, и публикуется трудно обозримое для одного исследователя количество работ.

Естественные закономерности динамики представляют биологическую основу управления численностью экономически важных видов, успех которого зависит от правильного понимания этих закономерностей.

Большая армия зоологов-практиков (ихтиологов, охотоведов, медицинских зоологов, специалистов по борьбе с вредителями и др.) обслуживает сельское хозяйство и здравоохранение. В части практических успехов прикладной зоологии (по преимуществу экологии) СССР принадлежит одно из первых мест. Не только ряд специальных институтов, станций и лабораторий, но и не один десяток тысяч добровольных корреспондентов из числа агрономов, охотников, колхозников, учителей и др., принимают участие в наблюдениях за численностью важнейших видов, что дает возможность ставить прогнозы ее изменений и осуществлять мероприятия по ее регулированию.

Все это требует глубокой разработки теории динамики населения животных. Эта динамика, отражая противоположные процессы в популяции — размножение и гибель особей — служит числовым итогом борьбы за существование в ее широком дарвиновском понимании; колебания численности выражают ее количественную сторону.

В данной сложной проблеме можно выделить несколько вопросов, с которыми связаны основные теории и выводы этого раздела экологии животных. К их числу относятся: характер и специфичность динамики

населения отдельных видов или систематических групп (отрядов, классов и др.), плодовитость и ее регуляция, продолжительность жизни и смертность особей, численность и миграции животных, ландшафтно-географические особенности динамики населения, численность животных и деятельность человека.

Общий характер и специфичность динамики населения

Движение населения животных имеет ряд общих черт. Это, прежде всего, касается нарастания численности после ее глубокой депрессии или при успешной акклиматизации вида в новом районе. Рост при этом идет по S-образной или логистической кривой (Ферхульста — Пирла). Быстро увеличиваясь, он на определенном этапе замедляется, затем прогрессивно падает и, наконец, прекращается, обычно сменяясь меньшими по размерам нерегулярными или периодическими колебаниями численности.

Акклиматизация новых видов дает особенно типичные примеры, показывающие, как велики воспроизводительные способности популяции, если размножение и выживание не встречают серьезных препятствий. Ондатра, впервые завезенная в СССР в 1928 г., к 1940 г. после искусственного расселения прочно вошла в нашу фауну, образовала свой ареал и ежегодно добывается в количестве нескольких миллионов экземпляров (Лавров, 1946, и др.). Фазаны, поселенные на острове у побережья США, за 6 лет увеличили численность с восьми до 1848 штук, т. е. в 250 раз (A. S. Einarsen, 1942, 1945). Считают, что численность завезенных в США обыкновенных скворцов за 60 лет увеличилась примерно в миллион раз (R. T. Peterson, 1948).

В наших заповедниках сделано большое количество наблюдений над быстрым восстановлением численности охраняемых зверей и птиц, но зарегистрировано и сокращение их прироста при увеличении плотности населения (Раевский, 1947; Теплов, 1953; Надеев и Тимофеев, 1955, и др.). Известны также случаи роста популяции оленей и лосей в местах, где имелась охрана, а иногда и подкормка этих зверей (A. Murie, 1934; E. S. O'Rocke, F. N. Hamerstrom, 1948; L. W. Krefting, 1951; V. B. Scheffer, 1951, и др.).

Много общего с описанным имеет рост численности мелких грызунов после глубоких депрессий, столь характерных для динамики населения этой группы (Виноградов, 1933; Свириденко, 1934; Фенюк, 1934, 1941, 1950; Башенина, 1947; Н. П. Наумов, 1948). В Верхоянском районе численность зайца-беляка на протяжении всего 5—10 лет увеличилась в 2500 раз, т. е. с такой же, примерно, быстротой (С. П. Наумов, 1956).

Эти наблюдения касаются естественных популяций, где прирост численности могли ограничивать враги, паразиты и конкуренты. В упрощенной обстановке лабораторных культур простейших, мучных жуков, дрозофил, зерновых клещей, мелких ракообразных и других животных рост численности сохранял тот же характер и прекращался по достижении известной плотности популяции в связи с недостатком пищи, вследствие истребления кладок взрослыми животными, из-за отравления и загрязнения среды выделениями или под влиянием других факторов, действие которых особенно усиливается при увеличении плотности (L. O. Howard, W. F. Fiske, 1911; D. Lack, 1954; W. G. Andrewartha, L. C. Birch, 1954; сводку данных см. W. C. Allee, O. Park, A. E. Emerson and oth., 1950).

Регуляция осуществляется путем падения интенсивности размножения, уменьшения процента выживания молодых и увеличения процента гибели взрослых особей. После достижения «нормальной» плотности популяция вступает в иную фазу существования, что выражается в изменениях характера движения населения, численность которого колеблется в бóльших или меньших пределах, обычно около некоторого среднего уровня.

Таким образом, самой общей чертой динамики населения животных служит закономерно происходящая по мере нарастания плотности популяции смена условий ее существования, а вследствие этого и ведущих факторов движения численности. Обративший на это внимание А. Н. Формозов (1935, 1937) предложил различать фазы подъема численности популяции, когда ее размножение больше смертности; пик численности, при котором возросшая плотность населения затрудняет размножение и выживание молоди; падение, когда сложившиеся условия разрешаются падежом при неблагоприятной погоде или в результате распространения заболеваний; фазу депрессии, при которой завершается снижение численности и восстанавливаются условия для нового ее подъема. При смене фаз меняется не только направление движения численности, но и его ведущие факторы. Такие перемены механизма динамики оказываются тем более явными, чем больше амплитуда колебаний, т. е. чем больше меняются структура и плотность популяции.

Последовательное чередование фаз может нарушаться только резкими изменениями внешней обстановки, но длительность и количественное выражение фаз зависят от внешних факторов.

Отсутствие качественно различных фаз и нерегулярный характер движения численности обычно свидетельствуют о подавляющем влиянии на популяцию каких-либо факторов, препятствующих достижению максимальной плотности. Таким общим условием, наряду с обеспеченностью пищей, факторами погоды, может быть и деятельность человека (см. ниже).

Динамика населения в какой-то степени специфична у каждого вида, но характерные черты ее могут отличать виды одного семейства, отряда и даже класса. Это особенно подчеркнуто С. А. Северцовым (1941, 1942), впервые поставившим вопрос о типических чертах динамики населения у крупных групп животных. Он указал и на основные биологические свойства, определяющие такие типы динамики — плодовитость и продолжительность жизни. Разрабатывая поставленный еще его дедом, Н. А. Северцовым (1855), вопрос о связи обоих показателей, С. А. Северцов установил количественные закономерности их соотношений и показал, что они специфичны для каждого класса позвоночных. Так была установлена историческая природа давно обращавшей на себя внимание известной сбалансированности размножения и гибели, обеспечивающей относительную стабильность популяции при устойчивых условиях существования (A. J. Nicholson, 1933, 1947, A. J. Lotka, 1925). Но эта сбалансированность, заметная лишь на больших территориях и длительных отрезках времени, относительна, так как численность почти всех видов, для которых известны точные данные за много лет, обнаруживает длительные изменения то в сторону увеличения и расселения, то уменьшения и сокращения ареала. Это происходит под влиянием климатических перемен, изменений ландшафтов человеком, появления, исчезновения и изменения каких-либо видов в местных ценозах (сводки данных см. Бобринский, Зенкевич и Бирштейн, 1946; Кириков, 1952; L. Siivonen, 1939, 1943; W. B. Alexander, D. Lack, 1944; A. Reinikainen, 1947; O. Kalela, 1949; E. Merikallio, 1950; G. Niethammer, 1951; A. Keve, M. D. F. Udwardy, 1951; J. Hustich (ed.), 1952, и др).

Избранные С. А. Северцовым показатели удачны потому, что они определяют основные черты движения населения — скорость его оборота и связанную с нею изменчивость численности (период колебаний, обусловливаемый долговечностью особей, и амплитуду колебаний, зависящую в основном от плодовитости). Несходные типы корреляции между плодовитостью и продолжительностью жизни у видов различных отрядов и классов иллюстрируют разный характер связи этих показателей у главных биологических типов животных. Тип корреляции, как показал С. А. Северцов (1941), суммированно отражает основные особенности

класса (отряда) и, прежде всего,— биологию его размножения (выживания молоди) и общую энергию жизнедеятельности (различные ступени организации).

Эти отличия С. А. Северцов положил з основу выделенных им у млекопитающих пяти типов динамики населения. Позднее я предложил объединить их в три основных типа, отличающихся скоростью и характером оборота населения (его воспроизводительной способностью, типическим возрастным составом и характером смертности разных групп). В пределах каждого выделены подтипы с разным механизмом изменения численности (Н. П. Наумов, 1948).

Таким образом, типические черты динамики населения какой-либо естественной группы видов или особенности одного вида обусловлены его основными биологическими свойствами, в наиболее суммированном виде выраженными в биологии размножения (плодовитности) и в стойкости против неблагоприятных влияний (продолжительности жизни и возрастном составе).

Такой взгляд на динамику населения подчеркивал историчность явления, связывал его с основными биологическими особенностями вида или группы и видел его причины во взаимодействии популяции и среды. При этом необходимо помнить, что динамика населения представляет результат взаимоотношений, если исторически и единых, то в каждый данный момент противостоящих друг другу совокупности особей (популяции) и факторов среды. В этой динамике, отражающей количественные результаты борьбы популяции за существование, противоречивость отношений организмов со средой проявляется особенно наглядно. Она выражается в сменах характера динамики населения как во времени, по мере накопления или разрешения противоречий между популяцией и средой, так и в пространстве, где те же явления приспособления развертываются на определенной площади. Неудивительно, что близкий характер движения населения может быть свойствен ряду видов, тогда как отдельные популяции одного вида, если они живут в различных условиях, отличаются как механизмом, так и характером изменений численности (см. ниже). Это делает понятным, почему численность популяции, как правило, не соответствует состоянию условий существования (среды), и прежде всего, вследствие своеобразной «биологической инерции» или замедленного влияния благоприятных и неблагоприятных факторов. Лучше всего это можно проиллюстрировать колебаниями численности белок, хищников и некоторых других видов, популяции которых в существующих условиях лимитируются запасами пищи. Урожай последней не используется в год его обилия из-за малочисленности потребителей, а следующий за ним подъем их численности приходится обычно уже на малокормное время (Формозов, 1934, 1948; Кирис, 1947; Чиркова, 1947, и др.). Именно это и заставляет отказаться от понятий биотического потенциала и сопротивления среды в их прямом понимании (R. N. Chapman, 1931) или в любых других видоизменениях (Поляков, 1952).

Несоответствие численности состоянию внешних условий («сопротивлению среды») имеет важный биологический смысл, так как усиливает борьбу за существование и отбор, который осуществляется в ходе колебаний численности. Последние отражают лишь его количественную сторону, а изменения состояния популяций, в частности увеличение иммунитета к инфекции после эпизоотий, стойкости к неблагоприятным изменениям погоды и др., свидетельствуют о постоянном действии отбора, приводящем к накоплению в популяции новых свойств. Это более отчетливо выявляется на примере географической изменчивости (см. ниже).

Таким образом, динамика населения сама по себе есть не адаптация, а процесс приспособления, в ходе которого возникают морфо-физиологические и экологические адаптации. Именно поэтому в ней так отчетливо выступают противоречия между популяцией и средой.

Плодовитость и ее регуляция

Плодовитость и ее регуляция некоторыми исследователями считались и считаются основой изменений численности животных, особенно высоко плодовитых и с изменчивым размножением насекомых, мышевидных грызунов и т. п. (R. N. Chapman, 1931; Поляков, 1952, и др.).

С. А. Северцов (1936) показал, что плодовитость вида исторически связана со стойкостью или средней продолжительностью жизни его особей. Приобретение приспособления, уменьшающего гибель и увеличивающего среднюю продолжительность жизни особей, сопровождается соответственным снижением плодовитости. С. А. Северцов рассматривал последнюю как сложившуюся в ходе естественного отбора приспособление, компенсирующее гибель.

Чепмен (1931) основное внимание обратил на динамику плодовитости и ее зависимость от внешних условий. По Чепмену, потенциальная плодовитость вида обычно не реализуется, так как она ограничена неблагоприятным влиянием среды. Динамика популяции трактуется им как пассивное отражение внешних влияний, определяющих состояние особей, возможность размножения, их гибель и численность в данный момент. Такой ход мысли позволяет заключить, что всегда имеется предельно возможная плотность населения. Однако точные наблюдения показали, что в реально существующих группах животных (элементарных популяциях) жизненные ресурсы используются в очень разной степени, а размножение обычно (всегда) не равно гибели и имеется либо прирост численности, либо ее убыль.

Прямым следствием неравенства размножения и гибели являются возникающие при местном подъеме или сокращении численности миграции животных. Их биологическое значение многообразно и именно они приводят к так называемой «сбалансированности» прибыли и убыли, отмечаемой только на больших территориях и крупных отрезках времени. Таким образом, вопрос о взаимосвязи размножения (плодовитости), продолжительности жизни и смертности особей оказывается более сложным.

За последнее время он был критически рассмотрен Лэком (D. Lack, 1954), отвергнувшим как гипотезу об ограничении величины приплода физиологическими возможностями, так и гипотезу о достигнутом с помощью естественного отбора, наследственно обусловленном соответствии плодовитости величине смертности вида. По Лэку, в популяциях идет отбор самок с максимальным числом выживших молодых, что убедительно подтверждено для ряда птиц. Отбор на максимальное выживание приплода служит основным условием поддержания ареала и успешной борьбы с конкурентами. Неравенство приплода и смертности в разных биотопах и в разное время делает биологически необходимым местный избыток населения, так как ему противостоит недостаток в других местах, где размножение не покрывает убыли, особенно на периферии ареала. Отсутствие такого избытка оказывается первым условием снижения общей численности и сокращения ареала, которое, как известно, происходит в виде исчезновения популяций в наименее благоприятных участках; так же, но в обратном порядке, идет и его восстановление (Раевский, 1947; Надеев и Тимофеев, 1955, и др.).

Изменчивость величины приплода, существующая у всех животных, представляет не только прямой (пассивный) результат влияния условий на родителей, но имеет и приспособительное значение, так как в отдельные годы или сезоны могут иметь преимущества то более крупные, то мелкие выводки (Монастырский, 1952; Никольский, 1950, 1953; Васнецов, 1953). Видимо, разнообразие и изменчивость условий поддерживают и генетическую разнородность популяции по этому показателю (D. Lack, 1948; D. Lack and E. Lack, 1951). Важной формой изменчивости служат

колебания величины приплода в связи с ростом численности популяции, отмеченные для всех обследованных в этом отношении групп животных. Биологический смысл такой изменчивости достаточно ясен, так как снижение плодовитости уменьшает опасность перенаселения с его вредными для популяции последствиями. Но величина такого снижения невелика и не может обеспечить соответствие численности существующим жизненным ресурсам.

Некоторыми исследователями изменения плодовитости рассматриваются только как результат влияния внешних условий, определяющих так называемую «жизненность» особей и их производительную способность. Колебания численности животных в этом случае представляются простым отражением внешних воздействий, пассивно воспринимаемым организмами (Каганцева, 1953, и др.). Нетрудно видеть, что это наиболее полное следование идеям Чепмена о сопротивлении среды.

Продолжительность жизни и смертность особей

Продолжительность жизни и смертность особей рассматривается как вторая сторона динамики населения. Есть сторонники ее главенствующего (определяющего) значения, считающие, что избыточная плодовитость не может обусловливать колебания численности, характер которых определяется факторами смертности (Калабухов, 1935, 1937, 1947; С. П. Наумов, 1941; E. T. Seton, 1912, и др.). Против такого противопоставления возражал С. А. Северцов (1941), показавший взаимосвязь обоих процессов.

Возрастной состав популяции, предельная и средняя продолжительность жизни особей определяются величиной и характером смертности, зависящей от конституционально обусловленной способности особей (отдельных возрастных фаз) противостоять неблагоприятным условиям и использовать благоприятные условия существования. Эта стойкость зависит и от условий развития (Васнецов, 1947, 1953; Монастырский, 1952; Поляков, 1952; Каганцева, 1953, и др.). Такой интегрированный показатель, как средняя и предельная продолжительность жизни в сопоставлении с кривыми выживания (возрастным составом популяции) позволяет успешно судить об общем характере смертности (С. А. Северцов, 1941; J. Hjort, 1941; T. Lea, 1924; O. Sund, 1936; W. C. Allee and oth., 1950, и др.).

С анализом причин и характера смертности связано большинство современных теорий колебаний численности как частного, так и общего характера (теория автоматического регулирования, теория взаимодействия хищников и добычи, эпизоотологические теории, климатические теории циклов и др.). Заметим, что вычленение так называемых «факторов смертности» совершенно условно. Под ними обычно понимают те же условия существования, которые в одном состоянии обеспечивают нормальное развитие и размножение особей, а при отклонении становятся прямой или косвенной причиной их гибели. Однако это вычленение полезно при рассмотрении частных закономерностей смертности, которые имеются здесь в виду.

Среди прямых и косвенных факторов смертности популяции различают экзогенные (биоценотические, климатические) и эндогенные (плотность населения и поведение особей). Из биоценотических факторов важнейшее значение имеют пищевые связи, для объединяемых ими видов принимающие форму взаимоотношений пищи и потребителей. Фактический материал здесь огромен, но общепризнанных выводов не так уж много. Не вызывает сомнения одностороннее действие пищи на потребителя, обусловливающее его развитие и размножение и прямо, а чаще косвенно, определяющее величину гибели. Лимитирующее значение не-

достатка пищи отмечено даже для таких, казалось бы неограниченно обеспеченных ею видов, как питающиеся древесно-кустарниковыми побегами и травянистыми растениями копытные и зайцы (Формозов, 1935, 1942, 1948; С. П. Наумов, 1947, 1956; Колосов и Бакеев, 1947; Фолитарек 1940; Янушко, 1957; D. Lack, 1954; W. P. Taylor, H. C. Chen, 1947; E. L. Cheatum, C. W. Severinghaus, 1950). Установлен не простой механизм влияния обеспеченности пищей. С последней связано физиологическое состояние животных, а следовательно, уровень размножения, стойкость против инфекций, подвижность и контакты особей, от которых зависит распространение заболеваний и встречи с врагами (хищниками). В большинстве случаев обилие пищи предваряет рост численности потребителей.

Обратные связи пищи с ее потребителями вызывают сомнение у многих экологов. Считают, что, находясь в зависимости от обилия пищи, потребители не могут оказывать активного влияния на ее динамику (С. А. Северцов, 1941; Формозов, 1935, 1937; P. L. Errington, 1946, и др.). Однако накопились многочисленные факты, говорящие о противном.

Характер и степень влияния потребителя на пищу оказались связанными со способом ее использования (хищничество в его разных формах, паразитирование и т. п.), а также с численными отношениями пищи и потребителя. Несомненное влияние потребителей на динамику запасов растительной пищи отмечено для копытных, зайцев и мышевидных грызунов (полевок и мышей). Во всех случаях оно было активным, так как изменяло динамику растительных популяций и состав (облик) растительных ценозов (Свириденко, 1934; Формозов и Воронов, 1939; Н. П. Наумов, 1955; A. Leopold, 1943, и др.).

Влияние хищников на численность добычи и паразитов на обилие хозяев стало очевидным после того, как были показаны большие масштабы истребления (хотя бы в некоторые периоды) и установлена избирательная гибель отдельных полов или возрастов и вылов хищниками больных животных. При относительном возрастании количества хищников и паразитов резко возрастает процент гибнущих от них животных, меняется половой состав, возрастная структура и состояние популяции жертв, и этим путем оказывается влияние не только на ее численность, но и на воспроизводительную способность. Еще отчетливее влияние хищников и паразитов сказывается на распределении жертв и использовании ими разных биотопов (С. П. Наумов, 1947; Фолигарек, 1948; Н. П. Наумов, 1953; Фортунатова, 1957; Кучерук, 1955; Лаврова и Карасева, 1956; D. Lack, 1954). Подтверждением значения врагов и паразитов в динамике численности может служить существование многочисленных защитных против них приспособлений (особенностей строения, физиологии, повадок и др.).

Для мелких грызунов и куриных птиц показано, что роль хищников различна в разных ландшафтно-географических условиях. Она относительно нарастает от оптимума к пессимуму и увеличивается на юге, особенно в полосе лесостепи, по сравнению с бедными хищниками тайгой и тундрой (Н. П. Наумов и Фолитарек, 1945; Теплов, 1954, P. L. Errington, 1946, и др.).

Во всех случаях, когда изменения численности животных вызывались деятельностью врагов или распространением заболеваний, последняя переплеталась с воздействием сопутствующих факторов (обеспеченность пищей, степень благоприятности погоды, обилие конкурентов и др.), часто менявших конечный результат влияния хищников и паразитов (Формозов, 1934; Формозов и Бируля, 1937; С. П. Наумов, 1939, 1947; Теплова и Теплов, 1947, и др.).

Важное значение имеет уже отмеченная задержка (запоздание) реакции численности одного партнера на изменение обилия другого. Так, подъем численности хищников происходит обычно не ранее, чем через год после размножения их добычи. Это связано с несовпадением времени уве-

личения запасов пищи (осень), с сезоном размножения (весна — лето), а также с тем, что ослабленные недостатком пищи поколения не в состоянии эффективно использовать ее избыток. При уменьшении пищи потребители некоторое время в состоянии удерживать возросшую в период ее обилия численность за счет питания второстепенными кормами и использования накопленных резервных веществ; и в этом случае реакция потребителя на обилие пищи запаздывает. Такой «задержанный эффект» влияния пищи на ее потребителей объясняет наблюдающееся несоответствие численности популяций состоянию жизненных ресурсов (см. выше) и служит основным условием возникновения флюктуаций численности. Математические закономерности подобного взаимодействия разрабатывались многими исследователями (A. J. Lotka, 1925; V. Volterra, 1926; G. F. Gause, 1934; A. J. Nicholson, 1933, 1947; С. А. Северцов, 1941). Г. Ф. Гаузе удалось, экспериментируя с простейшими, подтвердить действительную возможность возникновения таких колебаний. Во всех случаях имели дело с простыми двучленными системами (вид — пища и вид — потребитель) в упрощенных, максимально стабильных условиях. Для изучения «чистого взаимодействия» это было полезным и законным, но такое взаимодействие представляет не имеющую места в природе абстракцию. Там всегда действуют пары, а группы видов, системы имеют не двучленный, а многочленный и к тому же сложный характер (сложные цепи и циклы питания, конкурентные отношения видов в сходных звеньях параллельных цепей и мн. др.). Наконец, эти системы возникают и существуют в среде, факторы которой изменяются в известной степени независимо от этих систем и друг от друга (космические, ландшафтно-географические). «Чистое взаимодействие» в природе осложнено и всегда изменено внешними влияниями.

Обычно это и дает повод отрицать взаимодействие пищи и потребителей ее и активную роль последних в колебаниях численности поедаемых видов. В одних случаях такое взаимодействие проявляется отчетливо и прослеживается длительное время, в других — хищники и паразиты приобретают решающее значение лишь временно, теряя его как только изменяется ситуация (Калабухов, 1935; P. L. Errington, 1945, 1946; D. Lack, 1954; Н. П. Наумов, 1955, и др.). К сожалению, сторонники активной роли хищников и паразитов в динамике численности часто преувеличивают ее и игнорируют зависимость этих врагов от внешних условий. Противники же обычно забывают длительность связей и их уравновешенность, обусловленную многочисленными коадаптациями пищи и потребителей, что делает такие связи мало заметными. Но длительные изменения численности хотя бы одного из сочленов этого комплекса устойчиво меняют и популяции связанных с ним видов. Хорошие примеры этого дают мышевидные грызуны, куриные птицы и хищники в Англии (Ch. Elton, 1942; A. D. Middleton, 1935), куропатки и хищники в Норвегии (Y. Hagen, 1952; A. Brinkmann, 1926, и др.). За последнее время этому взаимодействию придают большое значение некоторые энтомологи.

Особенно убедительные доказательства дает акклиматизация новых видов. Часто регистрируемый подъем («вспышка») численности в первый период акклиматизации вида, сменяемый позднее ее снижением и наступлением периода «нормальных колебаний» (относительной стабилизации), видимо, приходится на время, когда вид, уже успешно размножающийся, еще не установил всех биоценотических связей и не имеет серьезных врагов — хищников и паразитов; появление последних и объясняет купирование первой вспышки.

Сказанное позволяет утверждать, что враги (хищники и паразиты) играют несомненно важную и активную роль в динамике численности всех или большинства видов, но степень их значения не может быть одинаковой не только для разных видов, но даже для одного вида в разных частях его ареала, в отдельные сезоны года или в разные годы.

Взаимодействие пищи и потребителей иногда проявляется независимо и с ним связан сложный характер динамики населения некоторых видов, когда на фоне частых колебаний под влиянием погоды наблюдаются обычно более крупные и длительные подъемы и падения численности (Виноградов, 1933; D. Lack, 1954, и др.).

Мало работ посвящено конкуренции (за пищу, убежища, гнездовую территорию и др.) и ее роли в ограничении численности животных. Сложность этого явления хорошо показана А. Н. Формозовым (1934) на примере пищевых отношений клестов, белок и дятлов. Сбрасывание первыми шишек с семенами хвойных служит одним из условий «задержанного влияния» урожая семян хвойных на численность белок (Данилов, 1944; Кирис, 1947). Углубленное исследование конкурентных пищевых отношений у ряда каспийских рыб позволило А. А. Шорыгину (1952) и его сотрудникам (Желтенкова, 1939) прийти к выводам о важном значении конкуренции, исторически приведшей к появлению многих коадаптаций конкурирующих (или конкурировавших) видов. А. А. Шорыгиным намечены три основных пути выхода из конкуренции: расхождение кормовых списков (кормовая специализация), разграничение пастбищ (пространственная изоляция) и изменение способов использования пищи, обычно связанные с питанием разными возрастными группами одного и того же вида пищи. Большое количество фактов о различии способов охоты или времени использования одной и той же пищи, о разграничении мест питания близких видов, а также о взаимоисключающих подъемах их численности, свидетельствует о важном, но не всегда выявленном значении конкуренции в динамике населения.

Конкуренция за убежища и территорию между особями одного и разных видов, особенно обостряющаяся при росте численности конкурентов, имеет многостороннее значение. Гнездовая территория — необходимое условие размножения очень многих видов, а борьба за гнездовые участки и владение ими служит важным стимулом половых циклов. С другой стороны, недостаток территории и участков влечет за собой выселение неосевших особей, их миграцию, обычно сопровождающуюся повышенной гибелью (L. R. Dice, 1952).

Огромное количество специальных работ и отдельных сообщений посвящено роли климатических факторов (погоды) в изменениях численности животных. Эти вопросы усиленно разрабатываются, и большинство экологов у нас и за рубежом склонны рассматривать погоду как основной фактор динамики населения. Это объясняется не только легкостью сопоставления движения численности с изменениями погоды, но и действительно большой ролью климатических факторов. Эти вопросы хорошо освещены в литературе, поэтому мы позволим себе ограничиться краткими замечаниями. Будучи универсальным и постоянно действующим условием, погода оказывает влияние на все виды животных и их взаимоотношения друг с другом и на все стороны существования (развития, жизни и размножения) организмов. Поэтому внешний характер динамики населения любого вида или группы и особенно последовательность событий, как правило, обнаруживают хорошее совпадение с ходом изменений погоды в целом или какого-либо ее элемента. В этом смысле можно сказать, что они «определяют» динамику численности, хотя более правильным было бы говорить о влиянии на внешние особенности этой динамики, так как основа ее механизмов заложена в биоценотических (пространственных, пищевых и др.) отношениях. Это справедливо и для случаев общего возрастания (или сокращения) численности, расселения или сокращения ареалов, происходящих на больших отрезках времени и связанных с вековыми колебаниями климата, так как и здесь несомненны изменения и перестройки под влиянием климатических перемен биоценотических связей (A. Keve, M. D. F. Udwardy, 1951; L. Siivonen, 1934; O. Kalela, 1949, 1950, и др.).

Совпадение колебаний численности животных с сезонными и многолетними изменениями погоды отмечалось для животных многократно (Державин, 1922; Шостакович, 1928; Формозов, 1935, 1937, 1946, 1948; F. S. Bodenheimer, 1938; Тихвинский, 1938; O. Kalela, 1944, 1949, 1950, 1951; L. Siivonen, 1943, 1948, 1957; L. Siivonen, J. Koskiemies, 1955; W. G. Andrewartha, L. C. Birch, 1954, и др.). Однако точно согласованное движение численности и изменение погоды обычно наблюдались лишь на коротких промежутках времени, постоянно нарушаясь влиянием других факторов.

Характер воздействия климатических факторов на динамику населения связан с многими возможными путями и способами этого воздействия. Оно может быть прямым и косвенным. Прямое воздействие, при котором физическое состояние (температура, влажность воздуха, давление и др.) окружающей среды играет важнейшую роль, связано с обменом веществ и энергии, определяя возможности развития и размножения организмов. Изучение его составляет основную задачу экспериментальной экологии или экологической физиологии, поэтому экологические сводки уделяют этим вопросам основное внимание.

Слабее изучено косвенное влияние, особенно его биоценотические механизмы (влияние на растения, как источник пищи, средства защиты, место размножения и условия микроклимата; на число и активность врагов, хищников и паразитов; на поведение и доступность для них данного вида и др.). К косвенной же форме влияния надо отнести роль светового режима, температуры, осадков и др. в качестве сигнальных факторов периодичности размножения, сезонных изменений энергетики организма, их суточной и сезонной активности (спячки) и подвижности (миграций). Эта наименее изученная форма влияния имеет огромное значение в жизни животных и ее познание особенно важно для решения практических задач управления численностью и размножением животных (W. S. Bullough, 1951).

Все это показывает сложность воздействия климатических факторов. Так, например, в основе влияния весенних засух на развитие чумных эпизоотий среди грызунов лежат увеличение подвижности зверьков и уменьшение их стойкости против инфекции при плохом питании, усиление размножения блох и других переносчиков инфекции и др. (Мамонтов, 1957). Так же сложно и противоречиво влияние повышенного количества осадков на саранчовых. Оно увеличивает их плодовитость, но усиливает заболевания грибковыми и другими болезнями, что в конечном счете приводит к снижению их численности. Эти примеры хорошо показывают трудность выявления истинной роли факторов динамики населения.

Много спорных вопросов связано с ролью плотности населения в размножении и гибели животных. Еще в 1924 г. Эльтоном (Ch. Elton, 1924, 1927, 1931, 1942) сформулирована теория автоматического регулирования, связывающая усиление гибели от хищников, болезней и некоторых других причин с ростом плотности популяции (L. O. Howard, W. F. Fiske, 1911). Развивавшиеся им идеи близки к так называемому «эпизоотологическому закону Фарра» и теории взаимодействия пищи и потребителя (Калабухов, 1935, 1947; С. А. Северцов, 1941; D. Lack, 1954; W. G. Andrewartha, L. C. Birch, 1954 и др.). Но они распространяются и на действие климатических факторов, также усиливающееся при росте плотности популяции, недостатке убежищ и территории и расселении животных в менее благоприятные для обитания места.

Проблема размножения и смертности в связи с плотностью населения принадлежит к числу наиболее интересных как с практической, так и с теоретической стороны, так как с ней связано большинство приемов регуляции численности животных. Ее решение требует изучения структуры популяции и внутрипопуляционных связей. Всякое внешнее влияние воспринимается популяцией не как простая сумма воздействий на отдельных

особей; оно трансформируется популяционной организацией (структурой популяции) (Н. П. Наумов, 1955, 1956), создающей благоприятные условия экоклимата, обеспеченность пищей и др.

Глубоких исследований в области внутривидовых отношений, их исторических корней, приспособительного значения и особенно — противоречивости пока еще немного, но полученные факты говорят о специфичности связей, столь же характерных для вида, как и любой из других его признаков. С их помощью различными способами у разных видов регулируется размножение и использование территории с ее жизненными ресурсами, возбуждаются миграции, ликвидируется перенаселение и тем самым поддерживается численность популяции (Н. П. Наумов, 1951, 1955, 1956; H. E. Howard, 1920; M. M. Nice, 1937; W. C. Allee, 1951; L. R. Dice, 1952; D. Lack, 1954, и др.). Однако эта регуляция несовершенна и не обеспечивает соответствия между плотностью населения и состоянием жизненных ресурсов, тем более, что количество пищи, число и пригодность убежищ и другие условия существования могут меняться вне зависимости друг от друга. Постоянное нарушение соотношений между плотностью населения и его обеспеченностью жизненными ресурсами вызывается и упоминавшимся выше «задержанным влиянием плотности населения» на взаимоотношения пищи и потребителей. Все это и создает флюктуацию численности у животных, которая, таким образом, должна рассматриваться не только как отражения изменчивости среды (условий существования), но и как следствие несовершенства существующих биоценотических и внутривидовых отношений.

Таким образом, смертность и связанная с ней продолжительность жизни особей так же специфична (для вида или группы), как и плодовитость. Она складывается как результат взаимодействия популяции со средой, т. е. сложной совокупностью факторов, в известных пределах меняющихся независимо друг от друга. Поэтому между популяцией и факторами среды (биотическими и абиотическими) могут возникать связи, сохраняющие некоторую степень самостоятельности, что и отражает сложный характер динамики населения многих видов. Примером могут служить «большие и малые волны численности» мелких грызунов (Виноградов, 1933; Н. П. Наумов, 1948).

Численность и миграции животных

Миграции могут играть существенную роль в динамике населения, особенно на небольших территориях. Все типы миграций имеют отношение к изменениям численности, так как всякое перемещение животных не только изменяет их число на большей или меньшей площади, но обычно увеличивает гибель кочующих, покинувших обжитую территорию особей. Это справедливо и для наиболее регулярных сезонных миграций (D. Lack, 1954). Но некоторые типы передвижений особенно тесно связаны с изменениями численности и возникают как их прямое следствие. Таково расселение молодняка после размножения и эмиграция при росте плотности населения, когда ощущается нехватка пригодной и свободной территории (у животных с одиночным образом жизни) или недостаток жизненных ресурсов. Последнее часто усугубляется неурожаями корма, засухой или другими неблагоприятными условиями.

Показано, что массовая эмиграция представляет частный случай расселения молодняка в особенно неблагоприятные годы при высоком уровне численности, так как среди эмигрантов 80—100% представляют молодые рождения текущего года (Формозов, 1936; D. Lack, 1954).

Механизм возникновения передвижений сложен и изучен особенно плохо. Имеющиеся данные показывают, что непосредственными регуляторами движения (вторичными физиологическими факторами) обязательно служат сигнальные связи с различными элементами внешней среды. В качестве последних выступают световой режим, изменения температуры, осадки,

обеспеченность пищей (часто воспринимаемая как перспектива будущего урожая), наличие свободной территории (у видов с одиночным образом жизни) или иные признаки той или иной плотности популяции. Хороший обзор значения разных типов кочевок животных для динамики их населения дан Лэком (1954). В его книге собрано много данных, свидетельствующих об их нервно-эмоциональной регуляции, доказательством которой служит необычное поведение и возбужденное состояние мигрантов, реагирующих на внешние раздражения резко отлично от реакции во время оседлости (Миддендорф, 1867; Формозов, 1936; R. Collet, 1895; W. Heape, 1931; A. O. Gross, 1947; P. Grenquist, 1947; F. Tischer, 1941; L. Siivonen, 1941; G. Bos, H. J. Slijper, J. Taapken, 1943; N. Tinbergen, 1951, и др.).

Миграции, носящие характер выселения и особенно ярко проявляющиеся при недостатке пищи, начинаются иногда задолго до исчерпания имеющихся кормов и реально наступающей голодовки, и мигранты пролетают (или проходят) без остановки места, богатые пищей (белки — Формозов, 1936; кедровки — Формозов, 1933; лемминги — Насимович, Новиков и Семенов-Тян-Шаньский, 1948; Ch. Elton, 1942; свиристели, клесты, большие пестрые дятлы, сойки, белые совы — L. Siivonen, 1941; P. Putzig, 1938, и многие другие примеры). Требуется еще напряженная работа полевых наблюдателей, физиологов и эколого-экспериментаторов, чтобы полно описать это явление и его сложный механизм. Можно предсказать, что многие совпадения, особенно с обеспеченностью пищей, обычно трактуемые как причинные связи, в действительности таковыми не окажутся или это будет справедливым лишь в исторической перспективе. Как и при размножении, действующие в настоящее время регуляционные физиологические механизмы (вторичные факторы) опираются не на те общие условия существования, к которым шло приспособление (динамика обилия пищи — первичный фактор), а на факторы, надежно предваряющие их изменения. Между тем для познания роли миграций в динамике численности и особенно для регуляции численности человеком важны не столько исторические условия и пути становления миграций, сколько их современный механизм.

Расселение молодняка обеспечивает наиболее полное при данной плотности популяции освоение территории и принимает разные формы у видов с одиночным или стайным (стадным) и колониальным образом жизни; но о механизмах его мы знаем также удивительно мало (Н. П. Наумов, 1955; W. C. Allee and oth., 1950; N. Tinbergen, 1951, L. R. Dice, 1952; D. Lack, 1954, и др.). Попытки объяснить это существованием кормовых участков или других форм регулирования использования территории всегда встречали затруднения, так как величина гнездовых и кормовых участков или районов пастьбы у стадных видов меняется не только в зависимости от кормности территории, но и в связи с плотностью населения. Действительно, если смотреть на гнездовые или иного назначения индивидуальные и стайные территории только как на способ обеспечения необходимым количеством пищи, затруднений и неразрешимых противоречий возникает очень много (H. E. Howard, 1920, 1935; M. M. Nice, 1937; D. Lack, 1948, 1951, 1954, и др.). Но если рассматривать упорядоченное (в известной степени) использование особями территории как сложное полифункциональное приспособление, слагавшееся в борьбе с конкурентами и регулирующее размножение и распределение особей, сама изменчивость этой особенности при меняющейся внешней обстановке оказывается приспособительным свойством. Недостаток места лишает нас возможности подробнее обсудить эту проблему, изученную, как и большинство других вопросов внутривидовых связей и отношений, очень слабо.

Ландшафтно-географические особенности динамики населения

Ландшафтно-географические особенности динамики населения стали привлекать внимание исследователей как только перед зоологами встала

проблема численности животных. Однако лишь к недавнему времени накопилось достаточно фактов для ее обсуждения (Н. П. Наумов, 1934, 1945; Наумов и Фолитарек, 1945; Фалькенштейн, 1939; Калабухов, 1950, 1954; Майр, 1947; С. Bump, R. W. Darrow, F. C. Edminster, W. F. Crissey, 1947; D. Lack, 1946, 1948, 1954 и др.).

Установлена географическая изменчивость плодовитости. Для птиц и млекопитающих показано увеличение средней величины кладки от тропиков, где она минимальна, по направлению к полюсам. Это характерно как для различных популяций одного вида, так и для географически викарирующих близких видов. У многих певчих птиц средняя величина кладки в Центральной Европе более чем вдвое превышает среднюю кладку того же или близкого вида в тропиках. Эта закономерность обнаружена, помимо воробьиных, у сов, дневных хищников, цапель, чаек, поганок, куриных, некоторых болотных птиц (R. E. Moreau, 1950; D. Lack, 1948) и у некоторых млекопитающих — полевок, мышей, зайцев и некоторых других (B. Rensch, 1936; Колосов, 1941; С. П. Наумов, 1947, 1956, и др.). Географическая изменчивость плодовитости пойкилотермных животных, связанная с ухудшением климатических и особенно температурных условий, выражена еще более значительно, но, как правило, имеет обратную величину.

Параллельно с плодовитостью меняются и другие биологические особенности. Ряд эколого-физиологических показателей свидетельствует о более высоком энергетическом уровне особей в высоких широтах, по сравнению с низкими. Закономерно меняется, также нарастая от тропиков к полюсам, суточная активность, общая подвижность и величина используемой территории, в частности размер индивидуальных участков у видов с одиночным образом жизни (Н. П. Наумов, 1945; Калабухов, 1950; Слоним, 1952; Тупикова и Кулик, 1954; W. F. Blair, 1951; L. R. Dice, 1952, и др). Лабораторно-экспериментальное изучение этих показателей заставляет предполагать наследственную закрепленность географических различий.

Меняются и особенности структуры популяций. Для птиц и млекопитающих показательно измельчание от тропиков к высоким широтам размеров стад или колоний у видов с групповым образом жизни и даже переход от группового к одиночному образу жизни. Естественно, что перемена биологических особенностей сопровождается изменением характера динамики численности популяций. Этот вопрос освещен еще слабо из-за трудности сравнения данных о движении населения, полученных разными авторами в различных районах и различными методами.

Имеющиеся сведения позволяют предполагать, что от низких широт к высоким и на периферии ареалов, по сравнению с более благоприятными его зонами, нарастает относительное значение климатических факторов. В климатически менее суровых условиях растет удельный вес биоценотических факторов и отчетливее прослеживается влияние плотности популяции на размножение и смертность. Имея в виду особенности механизма колебания численности, можно сказать, что в оптимуме динамика популяции имеет более активный характер; в пессимуме популяция подавляется факторами среды, не будучи в состоянии изменить ее в той степени, как это может сделать популяция в условиях, к которым она исторически приспособилась. Следовательно, характер взаимоотношений разных популяций вида и среды неодинаков и причины различий лежат в среде, менее удовлетворяющей потребностям организмов. Прямым следствием различий оказывается численность, более высокая и устойчивая в оптимуме и низкая и неустойчивая в пессимуме. В наименее благоприятной для вида зоне ареала или в мало пригодных биотопах его население не может удерживаться постоянно, и популяции там возникают при массовой эмиграции из оптимума, но периодически угасают из-за гибели, превышающей размножение, или недостатка иммигрантов. В этой связи понятно биологическое значение избыточного размножения в оптимальных местах обитания и чаще, чем в других участках, возникающего там перенаселения. То и

другое влечет за собой миграции (выселение), пополняющие популяции в менее пригодных для видов участках и тем поддерживающие их существование. Все это — важные экологические звенья «географического пути» видообразования, который, видимо, представляет обычный способ эволюции.

Динамика численности животных и деятельность человека

Изменяя ландшафт и прямо воздействуя на популяции, человек сильнейшим образом меняет внешний характер и механизм колебаний численности.

Промысел и борьба с вредителями часто имеют избирательный характер, т. е. уничтожают преимущественно те или иные возрастные и половые группы, тем самым меняя структуру популяции. Усиливая гибель и сокращая среднюю продолжительность жизни животных, промысел рыб в то же время увеличивает выживание молодняка и размеры «пополнения» производительной части популяции. Это объясняет на первый взгляд парадоксальный факт, когда увеличение общей смертности приводит не к понижению, а к повышению средней численности, если добывание животных не превышает известных норм и ведется в сроки, не препятствующие размножению вида (Баранов, 1918, 1947). То же справедливо для наземных позвоночных животных (Н. П. Наумов, 1934). Рост выживания молоди объясняется изменениями механизма динамики населения. Промысел обычно производится в относительно короткие сроки, во многих случаях приходящиеся на период годового максимума численности или близкое к нему время. С помощью промысла быстро сокращается плотность населения, что уменьшает конкуренцию особей, изменяет условия охоты хищников и распространения паразитов. Первые обычно покидают участки, где не обеспечено питание, а у вторых уменьшаются шансы передачи от зараженных здоровым особям. В результате хищники, паразиты и конкуренты принимают в движении населения все меньшее участие, и лимитирующая роль переходит к обеспеченности пищей, а также к косвенному и прямому действию климатических факторов. Именно такой характер имеют колебания численности почти всех интенсивно используемых видов (промысловые рыбы, белка, заяц-русак и др.). Динамика численности их упрощена и приняла характер, свойственный популяциям в пессимальных местах обитания. При этом рациональный (в смысле нормирования и сезонности) промысел приводит к возрастанию выживания, а нерациональный — к сокращению численности. Разумеется, это лишь упрощенная схема, и в конкретных случаях дело обстоит гораздо сложнее, но сущность его сохраняется.

Косвенное влияние человека на динамику популяций животных (через изменения ландшафта) имеет ту же основу и тот же характер. Не обсуждая хорошо известных примеров сокращения численности отдельных видов, обращусь к случаям ее увеличения. Рост почти всегда обеспечивается увеличением количества пищи, но важная роль принадлежит и уменьшению или исчезновению препятствий к размножению и выживанию других видов (врагов, паразитов и конкурентов), численность которых резко снижается в новых условиях. Все это, как и промысел, меняет механизм динамики численности, снижая гибель от врагов и паразитов; действие факторов, в наибольшей степени связанных с плотностью популяции, ослабляется и в результате возрастает неустойчивость численности.

Заключение

Численность и динамика популяций остается важнейшей проблемой современной экологии животных. Ее интенсивная разработка в СССР связана с потребностями нашего хозяйства и большими, но, к сожалению, не

всегда используемыми возможностями регулирования численности экономически важных видов.

Для защиты человека от опасных зоонозов и борьбы с вредителями государство тратит громадные суммы.

При попытке объединить факты о динамике численности животных и выявить ее общие закономерности на первых порах ошеломляет поразительная пестрота и несогласованность получающейся картины. Эта пестрота лишь отчасти объясняется неполнотой и неточностью наших знаний. Детальное рассмотрение позволяет заметить, что динамика численности даже одного вида в зависимости от условий его существования может меняться в сильнейшей степени, отклоняясь от «типа», присущего данному виду. Этот тип наиболее отчетливо проявляется в оптимуме ареала или в благоприятных биотопах, т. е. в условиях, к которым вид исторически приспособился. Такой тип отличается размножением, превышающим (в общем) смертность, и моментами регуляции численности, выраженными в снижении плодовитости, увеличении гибели и возникновении эмиграции при росте плотности населения. В этом «полноценном» типе динамики популяции, рассматриваемом советскими экологами как результат взаимодействия со средой, популяция животных отличается своей активностью по отношению к среде. При этом отчетливо проявляются специфические видовые и групповые особенности динамики населения. Такая активность обычно обозначается мало удачным термином «эндогенный характер» динамики.

Общий характер колебаний численности, их амплитуда и периодичность, определяются наследственными (видовыми и групповыми) свойствами, соотношением плодовитости, продолжительности жизни и характером смертности. Скорость и тип оборота населения отличают динамику крупных групп (например, классов); видовые отличия носят преимущественно количественный характер, а особенности у популяций одного вида связаны с второстепенными различиями механизма колебаний (ролью внешних факторов).

Взаимодействие популяции со средой есть ее приспособление к условиям существования и ритмике их изменений. Колебания численности отражают этот процесс, а их внешний характер, в частности нерегулярность или периодичность, сложность изменений, при которой колебания разной амплитуды и длины, суммируясь, накладываются друг на друга, отражают ту сложную систему внешних связей, которая складывается у популяции в ходе адаптационного процесса. При этом повсеместно идет отбор на плодовитость, обеспечивающую максимальное выживание молоди, и закрепляются регуляционные изменения, уменьшающие интенсивность размножения при росте плотности популяции и увеличивающие его при падении последней. Относительность такой регуляции проявляется в том, что в постоянно изменчивой среде даже в оптимуме ареала она не может предотвратить перенаселения или вымирания, при которых имеющиеся ресурсы то недостаточны, то резко недоиспользуются популяцией. Плодовитость, обеспечивающая максимальный прирост в благоприятных местах обитания, в такой обстановке есть необходимость, гарантирующая существование не столько отдельных популяций, сколько видового населения в целом, так как избыточное размножение в одних местах покрывает урон в других. Наконец, выселение связывает популяции друг с другом и объясняет пульсацию границ ареала или его расширение при благоприятных условиях. Увеличение гибели при росте плотности населения также уменьшает опасность перенаселения, но, по сравнению с плодовитостью, эта регуляция имеет более пассивный характер.

Динамика населения есть, таким образом, количественная сторона естественного отбора, действующего на основе борьбы за существование. Помимо популяционных показателей результатов отбора (изменений плодовитости, регуляции размножения), они выражаются и во многом другом,

например в нарастании иммунитета у населения после эпизоотий, в росте стойкости к физическим влияниям и т. п.

«Полноценный» тип динамики, в котором можно проследить отражение всех этих общих закономерностей движения численности у животных, под влиянием различных причин часто изменяется, превращаясь в динамику популяции, отчетливо подчиненную влиянию одного или немногих внешних факторов, т. е. в динамику так называемого «экзогенного» характера. Это изменение может происходить по разным причинам. На периферии ареала или в менее пригодных для жизни биотопах оно отражает неполноценность условий существования для популяций; сходные изменения могут оказаться следствием прямой (промысел, борьба с вредными видами) или косвенной (изменения ландшафта) деятельности человека, «упрощающей» обстановку путем исключения или сокращения действия таких факторов, как паразиты, враги, конкуренты и т. п. Во всех этих случаях предельная численность популяции снижается, что исключает или делает менее заметным действие факторов, зависящих от плотности населения. Наоборот, если человеческая деятельность не ограничивает численности данного вида, а сокращает или уничтожает его врагов и конкурентов, вид увеличивает численность и проявляет склонность к «массовым появлениям».

Наличие сложных и в разных условиях различных взаимодействий популяции с независимыми (в известных пределах) внешними факторами, конечно, не означает отсутствия закономерности колебаний численности или их ведущих факторов. Общий характер динамики и значение в ней отдельных факторов сохраняются, пока стабильны условия. Но последние изменяются периодически и необратимо, так же как накапливаются изменения в самой популяции и в популяциях-партнерах по сообществу. Из этого следует, что для прогнозов изменений численности нельзя рассчитывать на установление строго постоянной закономерности или выявление одного постоянно «ведущего» (климатического или иного) фактора, который позволил бы свести все наблюдения к регистрации изменений погоды, запасов пищи и т. п. Необходимость развернутых биологических исследований диктуется не только недостаточной изученностью движения численности животных, но и тем, что его характер и ведущие факторы меняются как под влиянием человеческой деятельности, так и независимо от нее в ходе эволюции организмов, естественных изменений биоценозов, климатических перемен и др.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов Ф. И., 1918. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства, Изв. отд. рыбоводства и прикладн. ихтиол., ГИОА, т. 1.—1947. Изучение интенсивности рыболовства, Рыбн. хоз-во, № 1.

Башенина Н. В., 1947. Динамика численности мелких грызунов в СССР за 1936—1943 гг., Матер. по грызунам, вып. 2, Изд. Моск. о-ва испыт. природы.

Бобринский Н. А., Зенкевич Л. А., Бирштейн Я. А., 1946. География животных, М., Изд. «Сов. наука».

Васнецов В. В., 1947. Рост рыб, как адаптация, Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, т. II, вып. 1.— 1953. Закономерности развития и динамики численности рыб, Тр. Всес. конф. по вопр. рыбн. хоз-ва.

Виноградов Б. С., 1933. Материалы по динамике фауны мышевидных грызунов, Изв. отд. борьбы с вредителями.

Данилов Д. Н., 1944. Кормовые ресурсы елового леса и использование их белкой, Тр. Центр. лабор. биол., охотпромысла и товаровед., вып. VI, М.

Державин А. Н., 1922. Севрюга (Acipenser stellatus), биологический очерк, Изв. Бакинск. ихтиол. лабор., т. 1.

Желтенкова М. В., 1939. К вопросу о пищевой конкуренции некоторых бентосоядных рыб Северного Каспия, Зоол. ж., т. XVIII, вып. 5.

Каганцева Р. М., 1953. Влияние условий существования на развитие обыкновенной и общественной полевок, Автореф. дисс., Л.

Калабухов Н. И., 1935. Закономерности массового размножения мышевидных грызунов, Зоол. ж., т. XIV.— 1937. Основные закономерности динамики популяций млекопитающих и птиц, Усп. совр. биол., т. VII, вып. 3.— 1947. Динамика числен-

ности наземных позвоночных, Зоол. ж., т. XXVI, вып. 6.— 1950. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды, Харьков.— 1954. Эколого-физиологические особенности «географических форм существования вида» и близких видов животных, Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, нов. сер., отд. биол., т. IX вып. 1.
Кириков С. В., 1952. Исторические изменения животного мира нашей страны в XIII—XIX веках, Изв. АН СССР. Сер. геогр., № 6.
Кирис И. Д., 1947. Закономерности и причины изменений численности белки в СССР, Тр. ВНИО, вып. VII.
Колосов А. М., 1941. Биология размножения зайца-русака, Зоол. ж., т. XX, вып. 1
Колосов А. М. и Бакеев Н. Н., 1947. Биология зайца-русака, Мат. к позн. флоры и фауны СССР, нов. сер., отд. зоол., вып. 9.
Кучерук В. В., 1955. Эпизоотии и их значение в регуляции численности грызунов, Вопр. краев., общ. и экспер. паразитол. и мед. зоол., т. IX.
Лавров Н. П., 1946. Акклиматизация и реакклиматизация пушных зверей в СССР, Заготиздат, М.
Лаврова М. Я. и Карасева Е. В., 1956. Деятельность хищных птиц и население обыкновенной полевки на сельскохозяйственных угодьях юга Московской области, Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, нов. сер., отд. биол., т. LIX, вып. 3.
Майр Э., 1947. Систематика и происхождение видов, ИЛ.
Мамонтов И. М., 1957. О некоторых нерешенных вопросах эпизоотологии чумы в СССР, Научн. конф. по природн. очаговости и эпидемиол. особо опасных инфекц. заболеваний, тезисы докл., Саратов.
Миддендорф А. Ф., 1867. Путешествие на Север и Восток Сибири, СПб.
Монастырский Г. Н., 1952 Динамика численности промысловых рыб, Тр. ВНИРО, т. XXI.
Надеев В. Н. и Тимофеев В. В., 1955. Соболь, Заготиздат, М.
Насимович А. А., Новиков Г. А. и Семенов-Тян-Шаньский О. И., 1948. Норвежский лемминг, Мат. к позн. флоры и фауны СССР, Нов. сер., отд. зоол., вып. 17, Мат. по грызунам, вып. 3, М.
Наумов Н. П., 1934. Определение возраста белки. Уч. зап. МГУ, зоол. сер., вып. II.— 1945. Географическая изменчивость динамики численности и эволюция, Ж. общ. биол., т. VI, № 1.— 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов, Изд-во АН СССР, М.—Л.— 1951. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов. Сб. «Фауна и экология грызунов», Мат. к позн. фауны и флоры СССР, нов. сер., отд. зоол., вып. 22, Мат. по грызунам, вып. 4, М.— 1953. Динамика численности обыкновенной полевки и методы ее прогнозов в средней полосе СССР, Зоол. ж., т. XXXII, вып. 2.— 1955. Экология животных, М., Изд. «Сов. наука».— 1956. Межвидовые и внутривидовые отношения у животных (преимущественно позвоночных), Усп. совр. биол., т. XI, вып. 1.
Наумов Н. П. и Фолитарек С. С., 1945. Географические особенности динамики численности мышевидных грызунов, Ж. общ. биол., т. VI, № 5.
Наумов С. П., 1939. Колебания численности у зайцев, Вопр. экол. и биоценол., вып. 5-6.— 1941. Методика составления прогнозов изменений численности зайца-беляка, Тр. Центр. лабор. биол. и охотпромысла, Заготживсырье, вып. 5, М.— 1947. Экология зайца-беляка, Мат. к позн. фауны и флоры, нов. сер., отд. зоол., вып. 10 (XXV), Изд. Моск. о-ва испыт. природы.— 1956. Общие особенности динамики численности зайца-беляка в Якутии, Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. Ленина, т. XCVI.
Никольский Г. В., 1950. О биологическом обосновании контингента вылова и путях управления численностью стада рыб, Зоол. ж., т. XXIX, вып. 1.— 1950а. О динамике численности стада рыб и о так называемой проблеме биологической продуктивности водоемов, Там же, вып. 6.— 1953. О некоторых закономерностях динамики плодовитости рыб, Очерки по общ. вопр. ихтиол., Изд-во АН СССР.— 1953а. О теоретических основах работ по динамике численности рыб, Тр. конф. по вопр. рыбн. хоз-ва, Изд-во АН СССР.
Поляков И. Я., 1952. Теоретические основы прогноза численности мышевидных грызунов и мероприятия по предотвращению их вредоносности в европейской части СССР и Закавказье, Автореф. дисс.
Раевский В. В., 1947. Жизнь Кондо-Сосвинского соболя, М.
Свириденко П. А., 1934. Размножение и гибель мышевидных грызунов, Тр. по защ. растений, сер. IV, вып. 3, Л.
Северцов Н. А., 1855. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии.
Северцов С. А., 1936. Морфологический прогресс и борьба за существование, Изв. АН СССР. Сер. биол., № 5.— 1941. Опыт количественного учета некоторых млекопитающих и птиц Ильменского заповедника, Зоол. ж., т. XVIII, вып. 5.— 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных, Изд-во АН СССР.— 1942. О количественной характеристике адаптированности животных и типах динамики населения высших позвоночных, Ж. общ. биол., т. III, № 1-2.
Слоним А. Д., 1952. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих, Изд-во АН СССР, М.—Л.

Теплов В. П., 1953. О влиянии заповедного режима на промысловых зверей печорской тайги, Сб. «Преобразование фауны позвоночных нашей страны», Изд. Моск. об-ва испыт. природы.— 1954. О значении хищных млекопитающих в различных ландшафтных зонах, III экол. конф., тез. докладов, ч. III, Киев.
Теплова Е. Н. и Теплов В. П., 1947. Значение снежного покрова в биологии млекопитающих и птиц Печоро-Илычского заповедника, Тр. Печоро-Илычск. заповедн., вып. V.
Тихвинский В. И., 1938. О связи между метеорологическими факторами и колебаниями численности некоторых промысловых видов, Тр. ОЛЕ при Казанск. ун-те, т. IV, вып. 3-4. Казань.
Тупикова Н. В. и Кулик И. Л., 1954. Суточная активность мышей и ее географическая изменчивость, Зоол. ж., т. XXXIII, вып. 2.
Фалькенштейн Б. Ю., 1939. Некоторые эколого-географические закономерности динамики численности мышевидных грызунов, Защ. раст., кн. 18.
Фенюк Б. К., 1934. Массовое размножение мышевидных грызунов в Сталинградском крае осенью 1933 г., Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. XIII, вып. 3, Саратов.— 1941. Массовое размножение мышевидных грызунов на юго-востоке РСФСР в 1937 г., Сб. «Грызуны и борьба с ними», вып. 1, Алма-Ата.— 1950. Количественный учет мышей и полевок и проблема прогноза их численности на Юго-Востоке, Там же, вып. 3, Саратов.
Фолитарек С. С., 1940. Географическое распространение зайца-русака Lepus europaeus L. в СССР, Тр. ИЭМ им. Северцова, т. III, вып. 1.— 1948. Хищные птицы как фактор естественного отбора в природных популяциях мелких грызунов, Ж. общ. биол., т. IX, вып. 1.
Формозов А. Н., 1933. Урожай кедровых орехов, налеты в Европу сибирской кедровки и колебания численности белки, Бюл. НИИЗ МГУ, № 1.— 1934. Основные вопросы экологии белки (Sciuris vulgaris) и программа работ в этой области, Сб. «Экология белки», Изд. КОИЗ. — 1934. Хищные птицы и грызуны, Зоол. ж., т. XIII, вып. 4.— 1934. К вопросу о межвидовой конкуренции, Докл. АН СССР, т. III, № 3.— 1935. Колебания численности промысловых животных, КОИЗ.— 1936. Миграции обыкновенной белки (Sciurus vulgaris) в СССР, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. III.— 1937. Программа и методика работ наблюдательных пунктов по учету мышевидных грызунов в целях прогнозов их массовых появлений, Уч. зап. МГУ, вып. 11.— 1937. Материалы к экологии водяных птиц по наблюдениям на озерах государственного Наурзумского заповедника (Северный Казахстан), Сб. «Памяти акад. Мензбира», М.—Л. — 1942. Изучение колебаний численности промысловых животных и организация «прогнозов урожая» в охотничьем хозяйстве СССР за период 1917—1942 гг., Зоол. ж., т. XXI, вып. 6.— 1946. Снежный покров как фактор среды и его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР, Мат. к позн. фауны и флоры СССР, нов. сер., отд. зоол., вып. 5.— 1948. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930—1940 гг., Мат. к позн. фауны и флоры СССР, нов. сер., отд. зоол., вып. 17, Мат. по грызунам, вып. 3.
Формозов А. Н. и Бируля Н. Б., 1937. Дополнительные данные к вопросу о взаимоотношениях хищных птиц и грызунов, Уч. зап. МГУ, вып. 13.
Формозов А. Н. и Воронов А. Г., 1939. Деятельность грызунов на пастбищных и сенокосных угодьях Западного Казахстана и ее хозяйственное значение, Уч. зап. МГУ, вып. 20.
Фортунатова К. Р., 1957. Некоторые данные о влиянии хищников на размерный состав популяций рыб, Зоол. ж., т. XXXVI, вып. 4.
Чиркова А. Ф., 1947. Материалы по экологии лисицы, Тр. ВНИО, вып. VII, М.
Шорыгин А. А., 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря, М.
Шостакович В. Б., 1928. Периодические колебания геофизических явлений и солнечные пятна, Тр. Иркутск. метеор. обсерватории, № 2-3.
Янушко П. А., 1957. Обзор жизни крымских оленей и их влияние на естественное лесовозобновление, Тр. Крымск. гос. заповедн., т. IV, Симферополь.
Alexander W. B., Lack D., 1944. Changes in status among British breeding birds, Brit. Birds, No. 38.
Allee W. C., 1951. Cooperation among animals, New York.
Allee W. C., Park O., Emerson A. E., Park T., Schmidt K. P., 1950. Principles of animal ecology, Philadelphia.
Andrewartha W. G., Birch L. C., 1954. The distribution and abundance of animals, Chicago.
Blair W. F., 1951. Population structure, social behaviour and envirenmental relations in a natural population of the Beach Mouse (Peromyscus polionotus leucocephalus), Contrib. Lab. Vertebr. Biol., Univ. Michigan, vol. 48.
Bodenheimer F. S., 1938. Problems of animal ecology, Oxford.
Bos G., Slijper H. J., Taapken J., 1943. De invasie van de Kruisbeck (Loxia curvirostra) in Nederland in 1942—1943, Limosa, vol. 16.
Brinkmann A., 1926. Coccidiosen hos liripen, Bergens Museums Aarbok, Naturvid. raekk., N. 9.

Bullough W. S., 1951. The sexual cycles in Vertebrates, Oxford.
Bump C., Darrow R. W., Edminster F. C., Crissey W. F., 1947. The ruffed grouse. Life history, propagation, management, New York.
Chapman R. N., 1931. Animal ecology, with special references to Insects, New York.
Cheatum E. L., Severinghaus C. W., 1950. Variations in fertility of white-tailed Deer related to range conditions, Trans. N. Amer. Wildlife Conf., vol. 15.
Collet R., 1895. Myodes lemmus, its habits and migrations in Norway, Christiania Vild.-Selsk. Forh., No. 3.
Dice L. R., 1952. Natural communities, Michigan.
Einarsen A. S., 1942. Specific results from ring-necked Pheasant studies in the Pacific Northwest, Trans. N. Amer. Wildlife Conf., vol. 7.— 1945. Some factors affected ring-necked Pheasant population density, Murrelet, vol. 26.
Elton Ch., 1924. Periodic fluctuations in the numbers of animals, their causes and effects, Brit. J. Exper. Biol., v. II.— 1927. Animal ecology, Oxford.— 1931. The study of epidemic diseases among wild animals, J. Hygiene, vol. 31.— 1942. Voles, Mice and Lemmings, Problems in populations dynamics, Oxford.
Errington P. L., 1945. Some contribution of a fifteen-year local study of the Northern Bobwhite to a knowledge of population phenomena, Ecol. Monogr., vol. 15. — 1946. Predation on vertebrate population, Quart. Rev. Biol., vol. 21.
Gause G. F., 1934. The struggle for existence, Baltimore.
Grenquist P., 1947. Der Seidenschwanz (Bombicilla g. garrulus L.) in Savonlinna 1946—1947. Ornis Fennica, vol. 24.
Gross A. O., 1947. Cyclic invasions of the Snowy Owl and the migration of 1945—1946, Auk, vol. 64.
Hagen Y., 1952. Rovfulgene of Viltpleien, Oslo.
Heape W., 1931. Emigration, migration and nomadism, Cambridge.
Hjort J., 1914. Fluctuations in the great fisheries of Northern Europe, Rep. Pr.-Verb., 2.
Howard H. E., 1920. Territory in bird life, London. — 1935. The nature of a bird's world, Cambridge.
Howard L. O., Fiske W. F., 1911. The importation into the United States of the parasites of the Gipsy Moth and the Brown-Tail Moth, US Dep. Agric. Bur., Entomol. Bull., 91.
Hustich J. (ed.), 1952. The recent climatic fluctuations in Finland and its concequences (asymposium). Helsinki.
Kalela O., 1944. Ueber den 10-jährigen Massenwechsel bei pflanzenfressenden Vögeln und Säugetiernen nebst einigen Geschichtspunkten zu seiner Erklärung, Ornis Fennica, vol. 21.— 1949. Changes in geographic ranges in the Avifauna of Northern and Central Europe in relation to recent changes climate, Bird Band., vol. 20.— 1950. Zur säkularen Rhythmik der Arealveränderungen europäischen Vögel und Säugetiere mit besonderer Berücksichtigung der Überwinterungsverhältnisse als Kausalfactor Ornis Fennica, vol. 27.— 1951. Einige Konsequenzen aus der regionalen Intensitätvariation im Massenwechsel der Säugetiere und Vögel, Ann. Zool. Soc. «Vanamo», vol. 14., Nr. 5.
Keve A., Udvardy M. D. F., 1951. Increase and decrease of the breeding range of some birds in Hungary, Proc. X Int. Ornit. Congr., 1950.
Krefting L. W., 1951. What is the future of the Isle Royale Moose herd?, Trans. N. Amer. Wildlife Conf., vol. 16.
Lack D., 1946. Competition for food by birds of Prey, J. Anim. Ecol., vol. 15.— 1946a. Clutch and brood size in the Robin, Brit. Birds, 39.— 1948. The significance of litter size, J. Anim. Ecol., vol. 17.— 1951. Population ecology in birds. A. review, Proc. X Int. Ornit. Congr., 1950.—1954. The natural regulation of animal numbers, Oxford.
Lack D., Lack E., 1951. The breeding biology of the Swift, Apus apus, Ibis, vol. 93.
Lea E., 1924. Frequency curves in herring investigations, Rep. Norw. Fish. a. Mar. Invest., vol. 3, No. 4.
Leopold A., 1943. Wisconsin's deer problem. Wiscon. Conser. Bull., vol. 8, No. 8.
Lotka A. J., 1925. Elements of physical biology, Baltimore.
Merikallio E., 1950. Der Einfluss der letzteren Wärmeperiode (1930—1949) auf die Vögelfauna Nordfinnlands, Proc. X Int. Ornit. Congr., 1950.
Middleton A. D., 1935. Factors controlling the population of the Partridge (Perdix perdix) in Great Britain, Proc. Zool. Soc. London.
Moreau R. E., 1950. The breeding season of African Birds, Ibis, vol. 92.
Murie A., 1934. The Moose of Isle Royale, Univ. Mich. Misc. Publ., 25.
Nice M. M., 1937. Studies in the life histories of the Song Sparrow, Trans. Linn. Soc., vol. 4, New York.
Nicholson A. J., 1933. The balance of animal populations, J. Anim. Ecol., vol. 2.— 1947. Fluctuation of animal populations (presidential address), Austral. and N. Z. Adv. Sci., sect. D.
Niethammer G., 1951. Arealveränderungen und Bestandsschwankungen mitteleuropäischer Vögel, Bonn, Zool. Beitr., B. 2.
O'Roke O. C., Hamerstrom F. N., 1948. Productivity and yield of the George Reservs Deer herd, J. Wildl. Manag., vol. 12.
Peterson R. T., 1948. Birds over America, New York.

Putzig P., 1938. Die Wanderungen des Eichelhähers (Garrulus glandarius L.) im Lichte neuerer Ergebnisse, Sch. Phys. Ges. Königsberg, 70.
Pynnönen A., 1943. Beiträge zur Kenntnis der Biologie finnischer Spechte, Ann. Zool. Soc. «Vanamo», vol. 7, No. 2, vol. 9 No 4
Reinikainen A., 1947. Lapin linnuston muutoksista, Ann. Zool. Soc. «Vanamo», vol. 2.
Rensch B., 1936. Studien über klimatische Parallelität der Merkmalsausprägung bei Vögeln und Säugetieren, Arch. Naturg., N. F., Bd. 5, No. 3.
Scheffer V. B., 1951. The rise and fall of a Reindeer herd, Sci. Monthly, vol. 73.
Seton E. T., 1912. The Arctic Prairies, London.
Siivonen L., 1939. Zur Ökologie und Verbreitung der Singdrossel (Turdus ericetorum philomelas Br.), Ann. Zool. Soc. «Vanamo», vol. 7.— 1941. Ueber die Kausalzusammenhänge der Wanderungen beim Seidenschwanz, Bombicilla g. garrulus (L.), Ann. Zool. Soc. «Vanamo», vol 8.— 1943. Artenstatistische Daten ueber die Veränderungen in der Vögelfauna Finnlands während der letzten Jahrzehnte, Ornis Fennica, vol. 20.—1948. Structure of short-cyclic fluctuations in numbers of mammals and birds in the northern parts of the Northern Hemisphere, Pap. Game Research, vol. 1.— 1957. The problem of the short-term fluctuations in numbers of Tetraonids in Europe, Pap. Game Research, vol. 19, Helsinki.
Siivonen L., Koskimies J., 1955. Populations fluctuations and the lunar cycles, Pap. Game Research, vol. 14, Helsinki.
Sund O., 1936. The fluctuations of the European stocks of Cod, Rep. Pr.-Verb., CL.
Taylor W. P., Chen H C., 1947. Die-offs among the White-tailed Deer in the Edwards plateau of Texas J. Wildlife Manag., vol. 11.
Tinbergen N., 1951. The study of instinct, Oxford.
Tischler F., 1941. Die Vögel Ostpreussens, vol. 1, Königsberg.
Volterra V., 1926. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi, Mem. Acad. Naz. Lincei, vol. 6, No. 2.

SOME PRINCIPAL PROBLEMS OF THE DYNAMICS OF ANIMAL POPULATION

N. P. NAUMOV

Chair of Vertebrate Zoology, Moscow State University, and Section of Infections of Natural Nidality, Institute of Epidemiology and Microbiology, Academy of Medical Sciences (Moscow)

Summary

Dynamics of animal population is regarded as a result of interaction of the population with its environment. The character of this interaction is determined first of all by biological peculiarities of the species: fecundity and longevity of its individuals (S. A. Severtzoff, 1941). The correlation of both indices in the species belonging to one class, sometimes to one order, differs in its regularities and determines general peculiarities of population dynamics of such a natural group. Population dynamics simultaneously depends also upon the environmental peculiarities which explains the existence of population of a species with different character of population fluctuation, usually restricted to different landscapes.

General peculiarities of animal population fluctuation consist of regular change of its phases (A. N. Formozov, 1937). In the case of rich food, small number or lack of enemies, parasites or concurrents (individuals of the same or of other species) population rapidly increases. In the course of its increase adversity of the conditions of population existence increases which is manifested in the progressive deficiency of the main vital resources, strengthening of the activity of enemies, parasites and concurrents. This leads, as a rule, to the decrease of population and to its more or less protracted depression, in the course of which conditions for the new ascent are restored.

Such an «endogenous» type of population fluctuation, of more or less regular (periodical) character is innate in the populations of a species in the optimum of its range. Dynamics of these populations is distinguished by the reproduction exceeding mortality and by thus caused emigration of a part of individuals, prevalently young ones.

Under less favourable conditions, in particular in the presence of vigorous factors limiting population, endogenous character of the dynamics of population is replaced by the exogenous one, whereby population fluctuation depends upon the changes of limiting factors. The role of such factors may play the changing degree of provision with food, shelters, territory, adverse conditions of water or heat exchange, in single cases — powerful enemies or pathogenic parasites. Such conditions usually take place on the periphery of the range or in not sufficiently favourable biotopes. Activity of man (trade, pest control, changes of the landscape) often acquires the same limiting character. Asynchronousness of the rhythms of changes of single limiting factors, for example, periodicity of fruit bearing of trees, changes of weather, increase of the population of enemies, parasites and concurrents, brings about complex character of population fluctuation as the result of summation of population waves of different length and amplitude caused by different factors.

Due to the delayed action of «yield» of food, favourable weather, increase or decrease of the number of predators and pathogenic parasites, population density, as a rule, does not correspond to the condition of its vital resources which may be now excessive (insufficiently used), now drastically deficient (overcrowding).

Under such conditions biological significance of maximal intensive reproduction is clearly understandable; it is ensured by the selection of females casting the offspring of such quantity which provides survival of maximal number of individuals (D. Lack, 1954). Excessive reproduction in favourable biotopes leads to emigration which maintains the existence of populations in less favourable habitats, in particular on the periphery of the range where the species is adapting to new conditions. Emigration connects single populations into one population of a species.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 5

О КЛАССИФИКАЦИИ ФАКТОРОВ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

А. С. МОНЧАДСКИЙ

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

Изучение влияния внешних факторов на животных в природе представляет значительные трудности, заключающиеся в большом количественном и качественном разнообразии влияния всей совокупности одновременно воздействующих на организм внешних факторов и в постоянном изменении количественных значений последних. При этом изменения отдельных факторов далеко не всегда происходят одновременно и в соответствии друг с другом, что еще более усложняет решение вопроса об удельном значении действия отдельных факторов на изучаемое явление.

Можно заранее сказать, что из всего многообразия воздействующих на организм внешних факторов не все из них будут иметь одинаково важное значение для изучаемого явления. Поэтому важнейшей и первоочередной задачей любого экологического исследования (Мончадский, 1956) должно быть установление: 1) какие из внешних факторов, в каком сочетании и при каких количественных значениях необходимы для возникновения, нормального течения и завершения изучаемого проявления жизнедеятельности организма, т. е. определяют качественную сторону изучаемого явления и тем самым являются ведущими факторами; 2) какие из них, в каком сочетании и при каких количественных значениях определяют степень интенсивности изучаемого явления, т. е. определяют только количественную сторону изучаемого явления; 3) какие из внешних факторов составляют лишь «нейтральный фон», на котором оно протекает, т. е. являются для него безразличными.

Естественно, что резкой границы между факторами, определяющими качественную и количественную стороны изучаемого явления, нет. Один и тот же фактор при одних количественных значениях может определять качественную сторону явления, а при других — количественную. Например, суточный ритм активности комаров, мокрецов и мошек, если температура не выходит за границы зоны оптимума, определяется изменениями интенсивности освещения, тогда как на севере в течение всего лета или в умеренных широтах ранней весной и поздней осенью, когда температура приближается к нижнему порогу активности этих насекомых, суточный ритм их лёта и нападения определяется именно ее изменениями, а не светом (Мончадский, 1956; Берзина, 1957).

С другой стороны, факторы «нейтральные» по отношению к изучаемому явлению в исключительных случаях их отклонений за пределы обычных колебаний могут оказать сильное влияние на количественную сторону его течения, вплоть до полного его прекращения. При этом, однако, они не становятся определяющими его качественную сторону.

Среди воздействующих факторов всегда будут такие, которые определяют только количественную сторону изучаемого явления, не оказывая влияния на его сущность. К таким факторам в нашем примере суточного ритма активности летающих кровососущих насекомых относится ветер.

Степень его воздействия в пределах любого типа суточного ритма, определяемого сочетанием температуры и освещенности, будет количественно пропорциональна его скорости.

Наконец, к факторам, не оказывающим влияния на суточный ритм активности, относятся атмосферное давление и влажность в любых ее выражениях (относительная, абсолютная влажность, ее дефицит, величина испарения и т. п.).

Выделение из всего многообразия воздействующих факторов ведущих, определяющих качественную и количественную стороны изучаемого явления, для последующего более детального изучения особенно важно при исследовании практического значения в целях прогноза численности и физиологического состояния особей последующих поколений. Поэтому, естественно, встает вопрос, по каким признакам следует различать в отдельных конкретных случаях перечисленные выше три категории факторов. Если такие признаки действительно существуют, то применение их для классификации факторов окружающей среды дало бы возможность при изучении различных вопросов экологии подходить к их разрешению не чисто эмпирически, а каузально аналитически. Тем самым вопрос о классификации внешних факторов должен иметь, помимо номенклатурного, большое теоретическое и практическое значение. В существующей экологической литературе мы не находим ответа на поставленный нами вопрос.

ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ КЛАССИФИКАЦИИ ФАКТОРОВ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Для выяснения действия отдельных экологических факторов и для установления, какой из них является в данный момент ведущим, в литературе обычно приводится правило Либиха, называемое часто законом минимума. По этому правилу, тот из воздействующих на организм факторов окружающей среды имеет решающее значение, который в данный момент находится в минимуме и тем самым оказывает наиболее сильное отрицательное воздействие. Позднее Тинеман (A. Thienemann, 1926) дал этому правилу более точное выражение: численность вида определяется тем из необходимых факторов, который воздействует в наиболее отклоняющихся от оптимума значениях на экологически наиболее уязвимую фазу развития.

Все это справедливо при исследовании действия комплекса однородных, близких по своему характеру и воздействию на организм факторов. Либих и сформулировал свое правило для выяснения потребности растений в различных минеральных солях и удобрениях. Однако распространять это правило на разнородные по характеру и воздействию факторы, а тем более на все разнокачественное их разнообразие, как это делает Тинеман, нельзя, так как тем самым ставится знак равенства в отношении потенциальной возможности решающего влияния любого из действующих факторов при определенных его количественных значениях, а это, как будет показано ниже, принципиально неверно.

В экологической литературе классификация факторов окружающей среды обычно строится независимо от особенностей их воздействия на организмы, исходя только из сущности и происхождения самих факторов, т. е. на формально логической основе. Так, Фредерикс (K. Friederichs, 1930) приводит следующую классификацию экологических факторов для сухопутных животных.

А. Физические (абиотические) факторы, или факторы неорганической среды:

а) Климато-географические факторы — климат в зависимости от географического положения и высоты над уровнем моря.

б) Местные факторы:

1) Положение на местности, поверхность и расчленение местообитания, близость к воде.

2) Почвенные (эдафические) факторы:

а) Механические свойства почвы, структура.

б) Физические свойства — способность задерживать воду, вязкость.

в) Химические свойства почвы.

г) Уровень почвенных вод.

Б. Биотические факторы:

а) Условия питания.

б) Условия размножения.

в) Общественные отношения мирного порядка.

г) Враждебные соотношения (конкуренты и хищники).

В. Сверхорганические факторы — влияние человека и его деятельности.

С различными вариациями подобные схемы деления факторов встречаются в различных сводках по экологии животных (Кашкаров, 1945; Наумов, 1955; W. C. Allee, A. E. Emerson, O. Park, Th. Park, K. P. Schmidt, 1950; F. S. Bodenheimer, 1955; R. N. Chapman, 1931; K. Friederichs, 1930; A .S. Pearse, 1939; B. P. Uvarov, 1931; A. M. Woodbury, 1954).

При рассмотрении этих классификаций становится очевидным, что их авторы не придают им принципиального значения и исходят преимущественно из удобства плана изложения материала.

При решении вопросов экологии животных факторы окружающей среды важны нам не сами по себе, в отрыве от живых организмов, а в их взаимоотношении с объектами исследования. Поэтому классификация внешних факторов должна отражать специфику этих взаимоотношений, а в ее основу должен быть положен принцип теснейшей зависимости живого организма от условий его существования. Только тогда классификация факторов окружающей среды из логической превратится в экологическую.

С другой стороны, процесс эволюции любого вида всегда является процессом приспособления к окружающей его среде, к особенностям изменения и воздействия на организм ее факторов. Единственно возможной формой реакции любого организма на воздействия окружающей среды является приспособление в виде различных адаптаций, возникающих в процессе исторического развития вида. Поэтому особенности приспособительных реакций организмов на воздействие факторов окружающей среды должны быть учтены при классификации последних.

Процесс приспособления как один из элементов эволюционного процесса в целом протекает во времени. Поэтому глубина приспособления и совершенство ответных реакций организма на воздействия внешних факторов являются в значительной мере функцией времени, в течение которого последние оказывали влияние в последовательном ряде огромного числа поколений данного вида и его предковых форм. Таким образом, относительная древность оказываемого в процессе эволюции воздействия отдельных факторов или их групп на организм может в первом приближении быть показателем глубины приспособления. Система внешних факторов должна отражать и эти соотношения в их историческом развитии.

Показателями для установления различий между отдельными категориями факторов могут служить: 1) влияние на распространение и распределение животных; 2) роль в определении колебаний численности отдельных видов; 3) влияние на формирование жизненного цикла; 4) степень специфичности ответных реакций животных на их изменения.

Морфологические адаптации не могут служить показателями для этой цели, так как они в первую очередь являются приспособлениями организ-

ма к общим условиям существования в среде его обитания, осуществляющимися на специфическом для вида материальном субстрате.

СИСТЕМА ФАКТОРОВ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Исходя из изложенных принципов, все многообразие воздействующих на живые организмы факторов окружающей среды при их классификации необходимо разделить на две основные группы: I. Факторы стабильные, значения которых не подвергаются изменениям в течение длительных геологических периодов. II. Факторы изменяющиеся, значения которых подвергаются более быстрым колебаниям во времени. Признак стабильности или переменности определяет принципиально различный характер как воздействия обеих групп факторов на живые организмы, так и ответных реакций последних.

I. Стабильные факторы

К ним относятся такие факторы космического порядка, как сила тяготения, солнечная константа и др., под постоянным воздействием которых зародилась и развивалась жизнь на нашей планете. Из земных факторов, отличающихся относительной стабильностью в течение длительных геологических периодов, к этой группе относятся состав и физические свойства атмосферы, гидросферы и литосферы Земли, т. е. основных сред обитания, в которых развивалась жизнь. К этой же категории может быть причислен и рельеф суши и морского дна.

Группа стабильных факторов определяет те условия, в которых зародилась и развивалась жизнь на Земле. Все они стали общими условиями существования живых организмов и как таковые обусловливают распределение животных по основным средам обитания, но в силу своей стабильности не оказывают влияния на колебания численности последних. Ответные реакции организма на воздействия стабильных факторов могут проявляться только при их изменениях. Последние могут иметь место или при смене среды обитания самими организмами в процессе их эволюции, или в случаях резких необратимых изменений в литосфере, гидросфере или атмосфере, что сопровождается массовым вымиранием специализированных форм.

В будущем возможны и иные причины нарушения стабильности некоторых факторов этой группы. Если не будут остановлены испытания атомного и термоядерного оружия или будет развязана атомная война, нельзя исключить возможность изменения некоторых казавшихся стабильными факторов, касающихся, например, физических свойств атмосферы, гидросферы и др., что может иметь катастрофические последствия для жизни на Земле.

II. Изменяющиеся факторы

Все изменяющиеся во времени факторы, именно вследствие этой их особенности, в различной степени воздействуют на живые организмы, вызывая с их стороны ответные реакции приспособительного характера. Для нас они представляют наибольший интерес.

Особую важность имеет вопрос, к каким из изменяющихся факторов внешней среды в первую очередь шло и идет в процессе эволюции приспособление любого живого организма: к тем факторам, изменения которых имеют закономерно регулярную периодичность во времени, или к тем, изменения которых не имеют такой периодичности, или даже носят случайный характер. Ответ очевиден: приспособление любого живого организма в процессе его исторического развития должно было идти прежде всего и главным образом к тем из факторов окружающей среды, изменения которых отличаются строгой, закономерно повторяющейся периодичностью (суточной, сезонной, лунной и т. п.). Предположение, что

приспособление организмов идет в первую очередь и главным образом по отношению к нерегулярно или случайно изменяющимся воздействующим факторам, — абсурдно и противоречит всем нашим представлениям о ходе и движущих силах эволюционного процесса.

Отсюда следует, что все бесчисленное разнообразие изменяющихся факторов окружающей среды необходимо разделить на две группы: А — факторы, изменения которых имеют регулярный, закономерно периодический характер (суточный, сезонный, связанный с фазами луны), и Б — факторы, не имеющие в своих изменениях закономерно периодического характера.

Такое разделение очень важно, так как при различной степени глубины адаптации к воздействию факторов, изменяющихся периодически и непериодически, ответные реакции организма должны быть различными. Соответственно должно быть различным и значение этих факторов для отдельных проявлений жизнедеятельности организмов. Все это в значительной степени уменьшает долю эмпиризма при выборе из всего комплекса ведущих факторов, воздействующих на организм.

А. Факторы, изменяющиеся закономерно периодически

К этой группе принадлежат, как было указано выше, все те факторы, изменения которых имеют строгий, закономерно периодический характер (суточный, сезонный, связанный с фазами луны и т. п.). Закономерная периодичность их изменений является следствием закономерностей движения солнечной системы.

Вся жизнь на нашей планете подчинена закономерностям ее движения вокруг Солнца и ее вращения вокруг своей оси. Эти закономерности вызывают регулярную ежесуточную смену дня и ночи, ежегодную смену сезонов в условиях климатических поясов. Эти закономерности в конечном счете и определяют особенности периодичности и общий характер изменений всех факторов данной группы. Среди них необходимо различать две категории факторов: 1) те, изменения которых являются прямым следствием и таким образом непосредственно зависят от перечисленных выше закономерностей движения солнечной системы, и 2) такие, изменения которых непосредственно не зависят от закономерностей движения солнечной системы, а являются прямым или опосредствованным следствием изменений предыдущей группы факторов. Как будет показано ниже, между этими двумя группами периодически изменяющихся факторов имеются существенные различия в глубине и степени адаптации организмов к их изменениям, в особенностях их воздействия и в степени специфичности ответных реакций организмов на их воздействия.

1. Первично периодические факторы

К их числу относятся все факторы, испытывающие закономерно периодические изменения, являющиеся прямым следствием закономерностей движения Земли вокруг Солнца, вращения ее вокруг своей оси и движения Луны. В первую очередь к ним принадлежат напряжение солнечной радиации и связанные с ней температура и свет. Суточная и сезонная периодичность изменений этих факторов лежит в основе всех периодических явлений в природе. К этой же группе факторов относятся и приливо-отливные явления в морях и океанах.

Эта периодичность установилась задолго до возникновения жизни на Земле. Поэтому с момента появления живых организмов адаптация последних к внешним воздействиям была, в первую очередь, направлена к изменениям таких факторов, как напряжение солнечной радиации, свет и температура. Являясь, таким образом, наиболее древними, эти приспособления в процессе последующей эволюции неизбежно достигли наибольшей глубины и совершенства. В результате весь суточный ритм

жизнедеятельности каждого организма оказался теснейшим образом связанным с закономерными суточными изменениями света и температуры, а годичный цикл их жизни — с их сезонными изменениями в условиях различной климатической поясности.

Так как главнейшим отличием живого вещества является наличие обмена, направленного на самосохранение, самовоспроизведение и рост всей системы, то приспособительные реакции организмов в первую очередь обеспечивали нормальное течение обмена веществ в условиях периодических изменений солнечной радиации, температуры и света или возможность сохранения жизни при отклонениях этих факторов в неблагоприятную сторону.

По отношению к регулярным суточным изменениям этих факторов ответные реакции организмов выражаются в изменении поведения или количественного уровня обмена веществ с основной тенденцией сохранения последнего в неизменном состоянии. Реакции на сезонные изменения температуры и света выражаются значительно более глубокими качественными изменениями характера и типа обмена и других жизненных процессов, происходящими на основе сложных фотопериодических реакций, при становлении которых в процессе эволюции первичная причина (например, суточные изменения температуры) заменяется другим фактором (изменениями длины светового дня). При адаптациях к сезонным изменениям температуры и света основной тенденцией является не сохранение уровня и характера обмена, а их изменение. Соответственно, в жизненном и годичном циклах вида это изменение, в случае ухудшения условий существования, направлено на максимально возможную изоляцию организма от ставших неблагоприятными условий. Наоборот, при сезонном улучшении условий наступающие в организме изменения обеспечивают наиболее полное взаимодействие его с окружающей средой.

Первично периодические факторы, обусловливая (с поправкой на влияние взаиморасположения материков и океанов) основные климатические зональности земного шара, определяют в значительной мере также и границы ареалов видов. Поэтому изменения этих факторов (особенно температуры) оказывают влияние на численность видов только на границе их ареалов, а внутри последних, если и воздействуют, то в слабой степени, и во всяком случае не принадлежат в этом отношении к числу ведущих.

Ответные реакции организмов на изменения первично периодических факторов, вследствие уже упоминавшейся их древности, отличаясь глубиной и совершенством адаптаций, сходны у представителей крупных таксономических категорий и, как правило, не имеют видовой специфичности. Не случайны поэтому многочисленные попытки дать общее для всех организмов математическое выражение зависимости различных проявлений их жизнедеятельности от температуры. Типы приспособительных реакций насекомых на воздействие температуры, которые в значительной степени можно распространить и на всех пойкилотермных животных, разобраны нами в специальной статье (Мончадский, 1949).

2. Вторично периодические факторы

Периодичность изменений этой группы факторов является следствием закономерных изменений, испытываемых главными из первично периодических — напряжением солнечной радиации, светом и температурой. При этом степень непосредственной зависимости от последних в значительной мере определяет характер периодичности их колебаний. Чем эта зависимость теснее, тем сильнее выражена периодичность.

Наиболее отчетливо проявляется вторичная периодичность изменений атмосферной влажности в любом из ее выражений. Менее резко выражена периодичность в выпадении осадков. Однако в ряде климатических

поясов выпадение их отличается не только строго выраженной сезонной, но и суточной периодичностью.

Характеризуя погоду Бейтензорга (Ява), А. Н. Краснов (1956) пишет: «...по часам можете вы определить, когда будет вёдро и когда будет дождь и наоборот: видя наступающие тучи, вы без часов будете знать, сколько времени». Резкая сезонная периодичность в распределении осадков свойственна муссонному климату. Наконец, форма, в которой выпадают осадки, носит хорошо выраженный сезонный характер.

Пища тоже принадлежит к числу вторично периодических факторов. Существование суточной и сезонной периодичности изменений пищи растительного происхождения достаточно общеизвестно. Суточная периодичность связана в первую очередь с периодичностью фотосинтеза, сезонная — с особенностями годичного цикла вегетации. Кроме того, большое значение имеют биохимические изменения в растениях, связанные с их возрастом и фазой вегетации, происходящие на общем фоне суточных и сезонных изменений в растениях. Если в отношении растительной пищи существование регулярных вторично периодических ее изменений с вытекающими отсюда особенностями ее воздействия на организм и соответствующими ответными с его стороны приспособительными реакциями не вызывает сомнений, то в случаях хищничества и паразитизма дело обстоит сложнее. При этом цикличные и сезонные явления в биологии жертвы для хищника или хозяина для паразита, их биология и фенология являются теми изменяющимися факторами, к которым идет приспособление в процессе эволюции пищевых отношений.

Независимо от рода пищи и типа питания, приспособление к пище как к внешнему фактору шло в процессе эволюции двух различных направлениях. Первое направление, обычно детально обсуждаемое во всех сводках и в специальной литературе, заключается в приобретении комплекса морфо-физиологических и биологических приспособлений, связанных с добычей, приемом, дальнейшей переработкой и усвоением пищи и с ее последующим воздействием на различные стороны жизнедеятельности организма. Другим не менее важным направлением, которому, однако, не уделялось достаточного внимания, является образование комплекса приспособлений к периодическим сезонным изменениям качественного и количественного состава пищи, выражающихся в более или менее полном соответствии жизненного и годичного цикла животного циклическим и возрастным изменениям его пищи.

Как было отмечено выше, жизненный и годичный циклы любого вида животного первоначально слагались как реакции на воздействие сезонных изменений первично периодических факторов — солнечной радиации, температуры и света. Поэтому вторичное изменение этих уже сложившихся циклов в результате реакции на возникшее позднее воздействие фактора иного порядка — пищи — должно было сопровождаться сложными перестройками в организме, происходящими на основе большей или меньшей эмансипации его цикла от филогенетически более древних воздействий первично периодических факторов. Эта сложность перестройки организма была, по-видимому, одной из главных причин того, что такой специализированный путь приспособления к фактору пищи, как монофагия, не стал в процессе эволюции универсальным даже среди большинства паразитических животных.

В нашу задачу не входит разбор генезиса типов питания животных в процессе эволюции. Несомненно, у разных их групп даже невысокого таксономического ранга пути пищевой специализации и смена типов питания были различными. Необходимо только подчеркнуть, что при этом, наряду с появляющимися, лучше исследованными морфо-физиологическими адаптациями, особенное значение имеют приспособительные реакции организма как целого, связанные с видоизменениями его жизненного и годичного циклов, как следствие особенностей сезонных качественных

и количественных изменений его пищи. На тесную связь пищи как экологического фактора с жизненным и годичным циклами животного внимание исследователей обращалось лишь в случаях крайней специализации (например, у тлей, у внутренних паразитов со сложным циклом развития и т. п.), тогда как при менее специализированных пищевых связях существование такой зависимости и не предполагалось. Между тем, даже в случаях широкой многоядности или хищничества, если они не имеют первичного, примитивного характера, эта зависимость в той или иной степени всегда существует.

К вторично периодическим следует отнести и ряд факторов водной среды: содержание кислорода, соленость, мутность, вертикальную и горизонтальную циркуляцию воды, колебания уровня, скорость течения и др. Изменения их в значительной мере имеют периодический характер. Однако эта периодичность бывает выражена у них не всегда достаточно резко, несмотря на ясную зависимость их изменений от первично периодических факторов.

К этой же категории факторов принадлежат и отношения между особями одного и того же вида, так как все взаимодействия между ними, независимо от формы, подчинены в своих изменениях периодическим явлениям их жизненного и годичного циклов. Таким образом, воздействия особей одного вида друг на друга сходны в отношении регулярной периодичности их изменений с воздействием вторично периодических факторов. Такая высокая степень синхронности взаимовлияний при сходных приспособительных реакциях на воздействия прочих факторов окружающей среды в наибольшей степени обеспечивает возможность эволюции внутривидовых отношений. Эта эволюция направлена в сторону сглаживания и элиминации острых конкурентных отношений, а в ряде случаев — и внутривидовой борьбы.

По сравнению с первично периодическими, вторично периодические факторы отличаются меньшей древностью воздействия на организмы. В качестве примера можно рассмотреть два из наиболее важных факторов этой категории — влажность и пищу.

Зарождение жизни и первые этапы органической эволюции проходили в водной среде (Опарин, 1957). В этот период вода для всех живых организмов была обязательным условием существования, а не воздействующим на них фактором. Только со времени выхода животных на сушу влажность стала воздействующим фактором среды, изменения которого начали оказывать чрезвычайно большое прямое и косвенное влияние на организм и вызвали появление разнообразных ответных приспособительных реакций, филогенетически значительно более молодых, чем реакции на воздействие первично периодических факторов. Так как выход на сушу у различных групп животных происходил независимо и разновременно, то и глубина адаптаций к влиянию влажности у них также различна.

Другой из важнейших факторов этой категории — пища — также является филогенетически более молодым, чем первично периодические факторы. Речь идет не о потребности живых организмов в веществах, поддерживающих обмен, а о приспособлениях к различным типам питания и о последовательности смены этих типов у различных групп животных. Первоначальный автотрофный тип питания первичных организмов у животных сменился на гетеротрофный, различные типы которого в процессе эволюции неоднократно изменялись даже в пределах одних и тех же родов, а иногда и видов. Поэтому степень адаптации отдельных групп и видов животных, за исключением относительно небольшого числа высоко специализированных растительноядных, паразитических и других животных, является и менее глубокой и филогенетически более молодой. К тому же необходимо учесть, что при одном и том же типе питания приспособления к нему будут весьма различными в зависимости от среды обитания и исторической последовательности смены ее и типа питания в

процессе эволюции группы. Поэтому приспособительные трофические реакции различных групп животных сильно различаются и степенью древности и глубиной приспособления. Отсюда следует, что реакции на изменения влажности, пищи и, по-видимому, других вторично периодических факторов, при сравнительной молодости и меньшей глубине приспособления, имеют, как правило, значительно более сильно выраженную видовую специфичность, чем реакции на изменения первично периодических факторов.

Вторично периодические факторы определяют особенности распределения видов внутри ареалов и их стациальную приуроченность, а также колебания их численности. Учитывая различия в глубине и степени совершенства приспособления, сила воздействия колебаний факторов этой категории на численность отдельных видов может быть различной, но именно эти факторы в большинстве случаев оказываются в этом отношении ведущими.

Б. Факторы, изменяющиеся без закономерной периодичности

К этой группе факторов принадлежат все те, изменения которых не подчинены закономерной (суточной, сезонной или иной) периодичности. Соответственно, их воздействия отличаются нерегулярностью, вследствие чего и приспособительные реакции организмов на их изменения значительно менее глубоки, чем реакции на воздействия периодически изменяющихся факторов.

Факторы этой группы можно разделить на две категории по признаку органичности их связи с внешней средой, окружающей данный организм.

С одной стороны, среди них имеются факторы, являющиеся неотъемлемой органической частью окружающей среды. Их изменения, а соответственно и их воздействия на организм, обычно отличаются нерегулярной повторностью. Поэтому и ответные реакции организма имеют приспособительное значение, хотя и слабо выраженное.

С другой стороны, имеются факторы, не являющиеся по своему существу органической частью среды, окружающей данный организм, а появляющиеся в ней внезапно. Воздействия их на организм носят поэтому случайный характер, и ответные его реакции на эти воздействия не имеют или почти не имеют приспособительного значения. К таким факторам относятся все так называемые биотические факторы — болезни, паразиты, хищники, деятельность человека, за исключением взаимовлияний особей того же вида, об особенностях воздействия которых упоминалось выше. Факторы этой категории либо прямо воздействуют на организм данного вида (болезни, паразиты, хищники), либо оказывают на него не только прямое, но, главным образом и косвенное воздействие через посредство изменений факторов окружающей организм среды.

Если изменения факторов этой группы становятся постоянными и регулярными, их воздействия на животных делаются сходными с воздействиями вторично периодических факторов. Сходными становятся тогда и приспособительные реакции на их влияние. В таких случаях эти факторы надо относить к числу вторично периодических.

Примером в ряде мест земного шара может служить ветер (пассаты, муссоны, береговые ветры и т. п.), к строго закономерным изменениям которого вырабатываются четко выраженные приспособительные реакции. То же происходит и в результате видоизменяющей среду деятельности человека, если она состоит не из случайных, однократных, а из регулярных, прямых или косвенных, изменяющих окружающую среду воздействий. Таковы: одомашнение, сельскохозяйственное освоение обширных территорий, введение севооборотов, монокультур и другие регулярные многовековые воздействия, вызывающие глубокие ответные приспособительные реакции животных.

К этой же группе необходимо причислить и все оперативные мероприятия по борьбе с вредными животными, а также все закономерно периодически изменяющиеся факторы в редких случаях их внезапных изменений катастрофического, стихийного характера. Все подобного рода острые и внезапные воздействия, за редкими исключениями, не вызывают каких-либо приспособительных реакций у подвергшихся им животных, а приводят к их гибели. К исключениям, возможно, относятся случаи появления устойчивых к действию ДДТ популяций мух и других насекомых при повторном применении этого препарата.

Из сказанного ясно, что факторы этой группы при их прямом воздействии на животных не могут определять особенности распределения последних в пределах их ареалов. Если они и оказывают в этом отношении какое-либо влияние, то только через их воздействие на численность вида. При косвенном воздействии через посредство измененных направленной деятельностью человека вторично периодических факторов влияние на распределение внутри ареала может быть очень большим, выражающимся в создании условий, исключающих возможность существования вида. Именно на этом основаны все организационно-хозяйственные мероприятия по борьбе с вредными животными.

Вследствие слабого развития, а часто и отсутствия, приспособительных реакций на воздействия изменяющихся случайно или без закономерной периодичности факторов, их влияние на колебания численности животных очень велико. Часто среди факторов этой категории следует искать ведущие, определяющие колебания численности того или иного вида. Это, в частности, является теоретическим обоснованием потенциальной эффективности биологического метода борьбы с вредными животными.

Слово «потенциальный» употреблено нами не случайно. Дело в том, что фактическая эффективность биологического метода очень невысока. Несмотря на широкое применение биологического метода в СССР, США, Канаде и других странах, случаи его эффективного практического применения насчитываются единицами. Существующее противоречие между теоретической обоснованностью и (за редкими исключениями) практически слабой его результативностью становится понятным, если для объяснения этого явления привлечь положения, выдвинутые в настоящей статье.

В сложном комплексе взаимодействий между паразитом и хозяином, возникающих в заново повторяющемся в каждом их поколении процессе становления организма животного хозяином паразита (Павловский, 1946), особую важность (как правильно указывает Б. Е. Быховский, 1957) имеют факторы, ведущие к установлению контакта между паразитом и его будущим хозяином на стадиях их жизненных циклов, допускающих возможность заражения. Таким образом, успешность установления контакта определяется степенью соответствия жизненных циклов паразита и хозяина. Хозяин является для паразита, как было показано выше, подобно пище, вторично периодическим фактором, к циклическим изменениям которого идет приспособление жизненного цикла паразита. Жизненные циклы паразита и хозяина в процессе эволюции слагались независимо и самостоятельно под влиянием первично периодических факторов, в условиях различных требований к ним их организмов, филогенетически далеко отстоящих друг от друга. При этом жизненный цикл хозяина продолжал оставаться зависящим только от первоначально действовавших на его формирование первично периодических факторов, тогда как цикл паразита стал вторично видоизменяться под влиянием особенностей цикла хозяина. Поэтому приспособление жизненного цикла паразита к жизненному циклу хозяина неизбежно носит относительный характер, и полное соответствие их достигнуто быть не может. Отсюда следует практическая невозможность достижения в природе 100%-ной гибели вида хозяина от воздействия таких факторов, как болезни, паразиты и хищники, несмотря на несовершенство защитных реакций его организма, если даже

таковые имеются. При практическом применении биологического метода борьбы выпускаемые паразиты, как правило, попадают в не полностью соответствующие их требованиям условия внешней среды. Вследствие этого, воздействие на них отдельных вторично периодических, а в некоторых

Схема классификации факторов окружающей среды

Факторы окружающей среды	Особенности их взаимодействия с живыми организмами
I. Стабильные факторы	
Не изменяющиеся в течение длительных периодов (сила тяготения, солнечная постоянная, физический состав и свойства атмосферы, гидросферы и литосферы, рельеф суши и морского дна и др.)	Вследствие их древности и неизменности стали общими условиями существования живых организмов, определяют их распределение по основным средам обитания, не воздействуют на их численность. Их влияние проявляется лишь в случаях смены среды обитания самим организмом или при редких необратимых изменениях атмо-, гидро- или литосферы
II. Изменяющиеся факторы	
А. Факторы, изменяющиеся закономерно периодически, так как являются следствием закономерностей движения солнечной системы	
1. Первично периодические факторы, суточные, сезонные или иные изменения которых являются непосредственным следствием движения солнечной системы (солнечная радиация, температура, свет, климатическая поясность, приливы и др.)	Вследствие большой древности их воздействия, приспособления к их изменениям отличаются наибольшей глубиной. Поэтому при слабой степени влияния на численность вида эти воздействия определяют границы ареала вида и особенности типа годичного цикла жизни. Реакции на их воздействия сходны у представителей крупных таксономических категорий и не имеют, как правило, видовой специфичности.
2. Вторично периодические факторы, суточные, сезонные или иные, изменения которых являются следствием изменений первично периодических факторов [влажность, осадки (частично), пища, циркуляция воды, соленость, содержание кислорода в воде, уровень, ветер (локально), внутривидовые отношения и др.]	Вследствие меньшей, чем у первично периодических факторов, но различной древности воздействия, приспособления к их изменениям отличаются меньшей и различной глубиной. Поэтому они оказывают большое влияние на численность вида, часто в этом отношении принадлежат к числу ведущих факторов, определяют закономерности распределения вида внутри ареала и частные особенности его жизненного цикла. Реакции на их воздействия имеют, как правило, видовую специфичность.
Б. Факторы, изменяющиеся без закономерной периодичности. 1. Факторы, являющиеся органической частью окружающей среды [ветер, осадки (частично) и др.] 2. Факторы, не являющиеся органической частью окружающей среды (болезни, паразиты, хищники, деятельность человека и др.)	Вследствие нерегулярности, а в ряде случаев — случайности их воздействия, приспособления к их изменениям отличаются наименьшей глубиной, а иногда могут отсутствовать. Поэтому многие из этих факторов, особенно 2-й подгруппы, могут оказывать очень сильное влияние на численность вида и только через нее могут изменять распределение вида внутри ареала, но не влияют на особенности жизненного цикла. Реакции на воздействия этих факторов только в виде исключения имеют видовую специфичность. Если воздействия этих факторов становятся постоянными и длительно регулярными, то их влияния приобретают сходство с влияниями вторично периодических факторов.

случаях и первично периодических, факторов сказывается особенно сильно, что значительно снижает их потенциальную эффективность.

В заключение этого раздела вместо выводов приводим краткую схему предложенной нами классификации факторов окружающей среды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В изложенной выше классификации факторов окружающей среды выявляются различия между их отдельными группами и категориями как в особенностях их воздействия на животных, так и в характере ответных приспособительных реакций их организма. Эти различия касаются таких существенных сторон индивидуальной и видовой жизни животных, как распространение, колебания численности и степень специфичности ответных реакций на изменения факторов окружающей среды. Существование таких различий говорит в пользу правильности выбора главного принципа, положенного в основу классификации — степени и характера периодичности изменений воздействующих на животных внешних факторов. Многие детали классификации носят, естественно, дискуссионный характер.

В процессе ее разработки мы опирались на материалы из более знакомой нам области зоологии — энтомологии, но весьма вероятно, что предлагаемая классификация справедлива для всех животных, ведущих наземный образ жизни. Для водных, особенно для морских животных, она нуждается в изменениях и дополнениях, не касающихся, однако, основных ее принципов.

Догматичность изложения вытекает из существа вопроса. Мы сознательно не приводили примеров, иллюстрирующих отдельные положения, чтобы не загромождать достаточно сложную классификационную схему, в расчете на то, что примеры за или против этой схемы сами возникнут у читателей.

Мы будем считать свою задачу выполненной, если эта статья вызовет обмен мнений по затронутым в ней теоретически и практически важным вопросам, побудит задуматься над ними и уменьшит долю эмпиризма в экологических исследованиях, против которого она направлена.

ЛИТЕРАТУРА

Берзина А. Н., 1953. Нападение мошек на человека в природе, Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 15.— 1957. Нападение мошек в природных условиях среднего течения реки Ангары, Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 17.

Быховский Б. Е., 1957. Моногенетические сосальщики, их система и филогения, Изд. Зоол. ин-та АН СССР, М.— Л.

Кашкаров Д. Н., 1945. Основы экологии животных, Учпедгиз, Л.

Краснов А. Н., 1956 (1894). Под тропиками Азии, Географгиз, М.

Мончадский А. С., 1949. О типах реакции насекомых на изменения температуры окружающей среды, Изв. АН СССР, Сер. биол., 2/3.— 1956. Нападение комаров на человека в приморской части дельты Волги, Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 16.

Наумов Н. П., 1955. Экология животных, Изд-во «Сов. наука», М.

Опарин А. И., 1957. Возникновение жизни на земле, 3-е изд., Изд-во АН СССР, М.

Павловский Е. Н., 1946. Условия и факторы становления организма хозяином паразита в процессе эволюции. Этюды по эволюционной паразитологии. 1, Зоол. ж., т. XXV, вып. 4.

Allee W. C., Emerson A. E., Park O., Park Th., Schmidt K. P., 1950. Principles of animal ecology, Ed. W. B. Saunders company, Philadelphia and London.

Bodenheimer F. S., 1955. Précis d'écologie animale, Ed. Payot., Paris.

Chapman R. N., 1931. Animal ecology with special reference to insects, Ed. Mac Graw-Hill., New York.

Friederichs K., 1930. Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der Land- und Forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesonder Entomologie, Verl. P. Parey, Berlin.

Pearse A. S., 1939. Animal ecology, 2nd Ed. Mac Graw-Hill, New York.

Thienemann A., 1926. Der Nahrungskreislauf im Wasser, Verh. Deutsch. Zool. Ges., 31 Jahresvers, Kiel. Zool. Anz., Supplementband 2.

Uvarov B. P., 1931. Insects and climate, Trans. Entomol. Soc. London, 79.

Woodbury A. M., 1954. Principles of general ecology, Od. Blakiston Co. New York.

ON THE CLASSIFICATION OF ENVIRONMENTAL FACTORS

A. S. MONCHADSKY

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

1. The study of the effect of environmental factors on animals encounters great difficulties. They consist of a vast variety of factors simultaneously affecting an organism and continuously undergoing change. Therefore the primary task of any ecological study is to select the following factors out of the whole variety of affecting ones: a) those of leading importance, determining the main qualitative regularities of the phenomenon under study; b) those determining the quantitative aspect of the phenomenon, and c) those being neutral with respect to the latter. The factors belonging to two former groups depending upon their quantitative importance and taken in different combinations may be either the leading ones or they may determine only the quantitative aspect of the phenomenon under study.

2. Prevailing purely empirical approach to the study of the effect of environmental factors is reflected in the classification of the latter. This classification is made up on the basis of the essence and origin of the factors themselves separately from the peculiarities of their interrelation with living organisms. Classification must actually reflect the close correlation of organisms with their environment in its historical evolution, this correlation being manifested in adaptation as the sole possible form of responsive reactions of living beings to the external effects.

3. Suggested classification is based on the alteration of the variability of environmental factors. Only under the condition of the variability of their effect, responsive reactions may rise in an organism. Long term stability of any environmental factor transforms it in the process of organisms evolution into one of the conditions of existence adaptation to which lies beyond the sphere of ecological study.

4. All the environmental factors undergoing alterations may be divided into those undergoing regular periodic changes (daily, seasonal), and those without such a regular periodicity. Peculiarities of adaptations and responsive reactions of organisms to the effect of the factors of the above two groups drastically differ. The factors of the former group, by the character of either direct or indirect correlation with the regularities of the movement of the Solar system and Earth rotation, are divided in primary and secondary periodical ones. The factors alterations of which do not possess regular periodicity are divided into those which either are or are not organic part of the environment. Depending on the alterations of the periodicity character some factors may belong to one group under certain conditions, while under other conditions they may belong to another group.

5. Factors belonging to single groups of the suggested classification differ in their effect upon the range and distribution of single species, in the importance of the determination of population density fluctuations of these species, in the effect upon the formation of their life cycle, and in the degree of specifity of responsive reactions to the quantitative alterations of single factors.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 5

О КОНСЕРВАТИВНОСТИ ПРОТОПЛАЗМЫ ВИДА У ПОЙКИЛОТЕРМНЫХ ЖИВОТНЫХ

Б. П. УШАКОВ
Институт цитологии Академии наук СССР (Ленинград)

Теплолюбивые виды животных, по сравнению с холодолюбивыми, имеют более устойчивые к повышенной температуре ткани (H. Patzl, 1933; E. Adensamer, 1934; Александров, 1952; Ушаков, 1955, 1956, 1956 а). Вместе с тем было также установлено, что все представители одного и того же вида животных, независимо от того, обитают ли они у южной границы ареала или у северной, обладают одинаковой теплоустойчивостью тканей (Александров, 1952; Ушаков, 1955, 1956, 1956 а). Эти данные дали основание заключить, что адаптация вида к условиям обитания осуществляется главным образом за счет системного приспособления, т. е. за счет приспособления организма как целого и, как правило, не связана с приспособительным изменением всех клеток организма (Ушаков, 1956). Поскольку это положение имеет, по нашему мнению, принципиальное значение для решения проблемы видообразования, представлялось необходимым продолжить эти исследования и постараться на широком сравнительно-физиологическом материале выяснить соотношения между температурой обитания организма и теплоустойчивостью его клеток и тканей для самых разнообразных экологических условий. В настоящей работе поставлена задача изучить теплоустойчивость мускулатуры некоторых видов холоднокровных в связи с вертикальным распространением животных. Для этого мы сравнивали теплоустойчивость мускулатуры различных представителей одних и тех же видов ящериц и лягушек, пойманных на разных высотах.

Методика

Как и в прежних исследованиях, для работы использовались животные, пробывшие в неволе не более недели (обычно 1—3 дня).

Для определения теплоустойчивости мускулатуры изучалась продолжительность жизни изолированных мышц при относительно высоких температурах, в которых мышцы остаются возбудимыми не более 2—3 час.

Во время опытов изолированные мышцы опускались в сосуд Дьюара с нагретым раствором Рингера, температура которого поддерживалась с точностью ±0,2°. Мышцы периодически извлекались из нагретого раствора (на 5—10 сек.) и их возбудимость определялась с помощью индукционной катушки (одной и той же во всех опытах). Таким способом для каждой температуры устанавливалось время развития невозбудимости у пяти-семи мышц, а потом высчитывалось среднее время.

При графическом изображении результатов было использовано не время развития невозбудимости (t), а обратная ему величина $\left(\frac{1}{t}\right)$, т. е. скорость развития невозбудимости, логарифм которой наносился на график. Как это уже неоднократно отмечалось в печати, такой график имеет значительное преимущество, так как при постоянном значении температурного коэффициента полученные в опытах величины ложатся на одну прямую, что значительно облегчает сравнение теплоустойчивости мускулатуры у различных объектов.

Работа проводилась в августе-сентябре с мускулатурой двух видов лягушек — озерной (Rana ridibunda Pall.) и закавказской (R. camerani Boul.) и с мышцами трех видов ящериц — иранской скалистой [Lacerta saxicola defilipii (Camer)], полосатой (L. strigata Eichw.) и кавказской агамы [Agama caucasica (Eichw.)]. За исключением одной серии опытов, выполненной на озерных лягушках из Астраханского заповедника, все остальные опыты ставились на животных, пойманных в различных районах Армянской ССР. Всего с мускулатурой лягушек и ящериц был поставлен 281 опыт.

Результаты исследования

В первых трех сериях опытов изучалась теплоустойчивость портняжных мышц озерных лягушек, пойманных в районе Астрахани на 29 *м* ниже ур. м., около Эчмиадзина на высоте 800 *м* над ур. м. и близ о. Севан на высоте 2000 *м* над ур. м. Как можно видеть из данных, представленных в табл. 1 и на рис. 1 (кривая *а*), мускулатура всех трех исследованных

Таблица 1

Развитие невозбудимости портняжных мышц озерной и закавказской лягушек при разных температурах

№ п/п	Название вида	Место обитания	Высота в *м*	Среднее время полной потери возбудимости в мин. при 36°	38°	40°	42°	44°
1	Rana ridibunda Pall.	Астрахань	—29	—	140,0	32,7	11,4	2,4
2	R. ridibunda Pall.	Эчмиадзин	800	—	116,0	32,8	10,7	2,7
3	R. ridibunda Pall.	оз. Севан	2000	—	126,0	41,3	11,2	2,8
4	R. camerani Boul.	Джрвеж	1300	186,0	45,3	8,6	1,9	—
5	R. camerani Boul.	оз. Севан	2000	154,0	51,6	8,2	1,8	—
6	R. camerani Boul.	оз. Акналич	3100	163,3	44,7	9,0	1,6	—

нами представителей озерных лягушек оказалась одинаково устойчивой к нагреванию и каких-либо различий во времени переживания мышц при высокой температуре у них не наблюдалось. Этот результат тем более важен, что исследованные популяции лягушек отличаются друг от друга не только по климатическим условиям, в которых они живут, но и своей морфологией. Так, например, озерные лягушки из Эчмиадзина, по сравнению с экземплярами, пойманными в других местах, обладают гораздо более короткими задними конечностями, что дало основание П. В. Терентьеву (1927) и Б. А. Гумилевскому (1939), вслед за Буленжером, выделить их в особый подвид — Rana ridibunda saharica (Boul). В связи с этим обстоятельством интересно отметить, что материалы настоящей работы полностью совпадают с экспериментальными данными, полученными на мускулатуре озерных лягушек из Латвии, Москвы, Пятигорска, Крыма и Баку (Ушаков, 1955). Из этого факта можно заключить, что степень теплоустойчивости мускулатуры является общим признаком для всех представителей, относящихся к одному виду — Rana ridibunda, независимо от того, обитают ли они на севере или на юге, в арыках полупустыни или высоко в горах.

Такой же результат получен и в опытах с закавказской лягушкой с высоты 1300 *м* над ур. м. из Джрвежа, с высоты 2000 *м* из небольшой речки, впадающей в оз. Севан, и с высоты 3100 *м* из высокогорного озера Акналич. Несмотря на явное различие в климатических условиях обитания популяций, выражающееся особенно резко в продолжительности зимы (3—4 мес. в Джрвеже и 8—9 мес. в районе оз. Акналич), все три популяции обладают совершенно одинаковой теплоустойчивостью мышечной ткани (табл. 1 и рис. 1, кривая *б*).

Если сравнить теплоустойчивость мускулатуры озерной и закавказской лягушек, то, как это иллюстрирует рис. 1, мышцы озерной лягушки оказались на 2—3° более устойчивыми к высокой температуре. Это различие находит себе четкую параллель в биологии и условиях обитания обоих

видов. В долине р. Аракса, где живут оба вида, икрометание у закавказских лягушек начинается в конце марта, в то время как у озерной лягушки оно имеет место только с апреля, и поэтому головастики последней развиваются при более высокой температуре (Даль, 1954). На бо́льшую холодолюбивость закавказских лягушек указывает также их вертикальное распространение. Закавказская лягушка встречается на высоте 3000—3200 *м*, в то время как граница вертикального распространения озерных лягушек проходит ниже 2500 *м* (R. Mertens, 1953; Даль, 1954). Эти данные

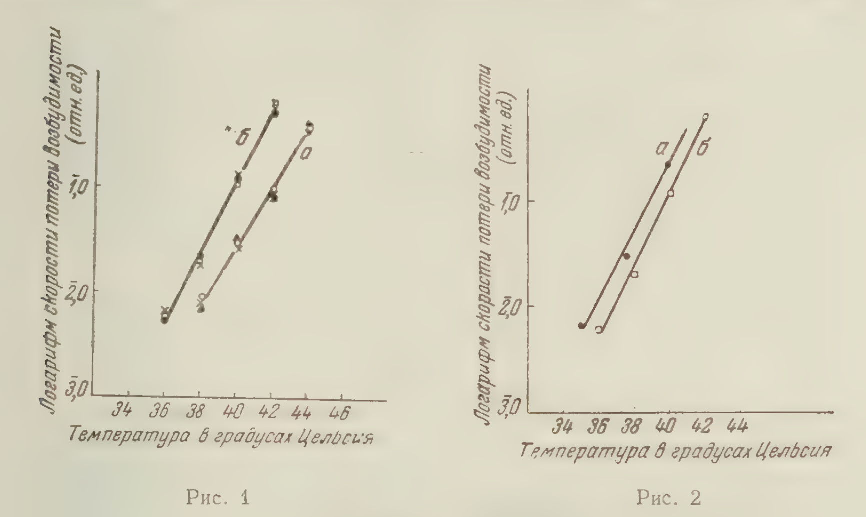


Рис. 1 Рис. 2

Рис. 1. Сравнение теплоустойчивости мускулатуры R. ridibunda (*а*) и R. camerani (*б*), пойманных на высоте ниже 29 *м* (треугольники), 800 *м* (белые кружки), 1300 *м* (черные кружки), 2000 *м* (крестики) и 3100 *м* над ур. м. (квадратики)

Рис. 2. Сравнение теплоустойчивости мускулатуры R. macrocnemis (*а*) и R. camerani (*б*)

подтверждают точку зрения Патцль (H. Patzl, 1933), согласно которой виды с более высоким вертикальным распространением имеют менее устойчивую к повышенной температуре мускулатуру.

Особый интерес представляет сравнение теплоустойчивости мышц закавказских и малоазиатских лягушек (Rana macrocnemis Boul.), изученных нами в работе 1955 г. Дело в том, что принадлежность этих лягушек к разным видам еще недавно подвергалась сомнению (L. A. Lanz und O. Cyren, 1913; Гумилевский, 1939). Обстоятельная статистическая обработка анатомических данных, выполненная Дельвигом (W. Delwig, 1928), показала значительные морфологические различия между малоазиатской и закавказской лягушками, но вопрос о принадлежности их к одному или разным видам автор оставил открытым. Приведенный в работе Дельвига биометрический материал, а также собственные наблюдения позволили последующим авторам отнести этих лягушек к различным видам (Терентьев и Чернов, 1949; R. Mertens, 1952). Исследование теплоустойчивости мышц малоазиатских и закавказских лягушек интересно потому, что позволяет, по нашему мнению, оценить степень систематической близости двух отличающихся друг от друга популяций животных, пользуясь не морфологическим, а физиологическим признаком. Сопоставление кривых, характеризующих теплоустойчивость мышц этих лягушек, представлено на рис. 2, который показывает различное отношение их мышечной ткани к повышенной температуре. По сравнению с мышцами малоазиатской лягушки, мышцы закавказской лягушки оказались по всему фронту высо-

ких температур более устойчивыми к перегреванию. Это различие в теплоустойчивости мускулатуры рассматривается нами как веское доказательство принадлежности обеих лягушек к различным видам.

Следующие две серии опытов были посвящены изучению теплоустойчивости мускулатуры иранских скалистых ящериц с высоты 800 *м* над ур. м. из пригорода Еревана и с высоты 1800 *м* из района Ахты. Поскольку ориентировочные опыты показали, что у этого вида ящериц существуют изменения теплоустойчивости мышечной ткани, связанные с сезоном, следу-

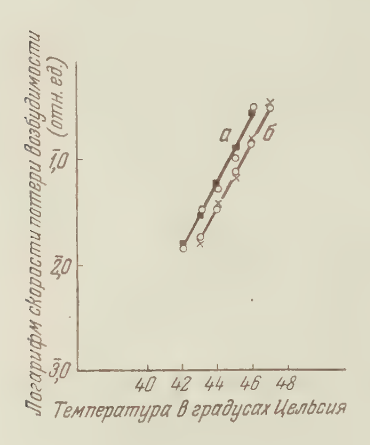


Рис. 3. Сравнение теплоустойчивости мускулатуры L. saxicola (*а*) и L. strigata (*б*), пойманных на высоте 800 *м* (кружки), 1800 *м* (квадратики) и 2000 *м* над ур. м. (крестики)

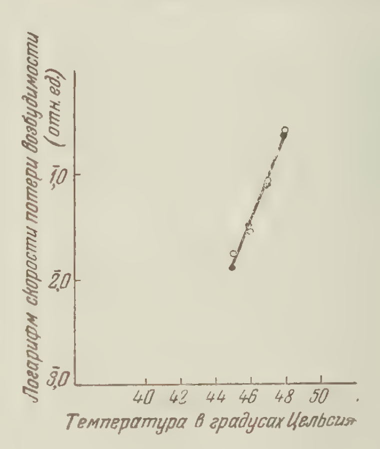


Рис. 4. Сравнение теплоустойчивости мускулатуры A. caucasica, пойманных на высоте 800 *м* (белые кружки) и 1300 *м* над ур. м. (черные кружки)

ет подчеркнуть, что обе серии опытов были поставлены в позднеосенний период перед самым уходом животных на зимнюю спячку. Как и в опытах с лягушками, оказалось, что отношение мышц скалистых ящериц к высокой температуре не зависит от высоты, на которой животные обитают (рис. 3). На том же рисунке представлен результат аналогичных опытов с теплоустойчивостью мышц двух популяций полосатых ящериц: из долины Аракса (высота 800 *м*) и с побережья оз. Севан (высота 2000 *м*).

Сравнение теплоустойчивости мышц у этих популяций обнаружило, что и в данном случае никаких отчетливых различий между ними не существует.

Вместе с тем сравнение мышц двух разных видов ящериц (скалистой и полосатой, рис. 3) еще раз подтверждает видовую специфичность теплоустойчивости мышечной ткани и наличие определенного соответствия между температурой обитания вида и теплоустойчивостью его мускулатуры. В доказательство этого положения можно привести наблюдения С. А. Чернова (1939) и С. К. Даля (1954), согласно которым граница вертикального распространения скалистых ящериц на 700 *м* превышает соответствующую границу полосатых ящериц. В соответствии с этими данными температура тела полосатых ящериц в естественных условиях может подниматься до 39° (Банников, 1954), в то время как температура тела скалистых ящериц, измеренная нами совместно с И. С. Даревским, никогда не превышала 37°.

В последних двух сериях опытов была изучена теплоустойчивость мышц кавказской агамы. Эти опыты ставились в конце сентября, когда на больших высотах уже выпал снег и агамы спрятались на зимовку; поэтому сравнению подверглась мускулатура животных, пойманных на от-

носительно небольшой высоте: 800 и 1300 *м* (табл. 2, рис. 4). Как и следовало ожидать, результат этих экспериментов снова подтвердил отсутствие

Таблица 2

Время развития невозбудимости мышц некоторых ящериц при различных температурах

№ п/п	Название вида	Название мышцы	Место обитания	Высота в *м*	Среднее время полной потери возбудимости в мин. при 42°	43°	44°	45°	46°	47°	48°
1	Lacerta saxicola defilippi (Camer)	Musculus gracilis	Ереван	800	64,0	31,8	17,2	9,2	3,3	—	—
2	L. saxicola defilippii (Camer)	„	Ахта	1800	62,2	32,3	17,2	8,2	3,4	—	—
3	L. strigata Eichw.	„	Веды	800	—	58,4	29,6	13,6	6,6	3,3	—
4	L. strigata Eichw.	„	оз. Севан	2000	—	59,8	25,8	14,0	6,2	3,2	—
5	Agama caucasica (Eichw.)	Икроножные	Веды	800	—	—	—	57,0	34,4	10,8	4,0
6	A. caucasica (Eichw.)	„	Джрвеж	1300	—	—	—	77,0	30,2	12,2	4,1

внутривидовых различий в теплоустойчивости мускулатуры холоднокровных животных, распространенных на разных высотах.

Обсуждение результатов

Полученный нами материал хорошо согласуется с предыдущими исследованиями, выполненными на некоторых тканях пресмыкающихся, земноводных, ракообразных, моллюсков и червей (H.Patzl, 1933; E. Adensamer, 1934; Александров, 1952; Ушаков, 1955, 1956, 1956 а). Результат работы поэтому может быть обобщен в виде двух правил, справедливых для тканей большинства холоднокровных организмов. Хотя исследования в этой области по существу еще только начинаются, представляется, однако, полезным уже в настоящее время сформулировать эти эко-физиологические правила и обсудить некоторые связанные с ними теоретические вопросы.

Первое правило может быть сформулировано следующим образом: теплоустойчивость тканей систематически близких, но разных видов холоднокровных различна и находится в прямой связи с температурой обитания вида.

Существование определенной связи между температурой обитания и теплоустойчивостью тканей у близких видов указывает на приспособительный характер этого явления. Этот вывод косвенно подтверждается тем обстоятельством, что различие в тепловой чувствительности мышечной ткани у близких видов имеет избирательный характер именно к температурному фактору и не может быть объяснено повышением резистентности мышечных волокон к любому воздействию (Ушаков, 1955, 1956 а).

Подбор объектов исследования для работы по изучению теплоустойчивости тканей близких видов животных был до известной степени случайным, так как опыты ставились только с теми животными, которые могли быть пойманы в значительном количестве и были удобны в методическом отношении. Тем не менее во всех случаях между тканями двух близких видов было обнаружено различие в отношении к тепловому воздействию. Эти данные показывают, какую исключительно важную роль играет приспособление именно к температуре обитания в процессе образования новых видов у холоднокровных животных. Без преувеличения можно заключить, что вся эволюция холоднокровных организмов несет на себе совершенно отчетливый отпечаток приспособления к температурным условиям обитания. Именно поэтому обретенное в процессе филогенеза постоянство

температуры тела организмов в широкой мере освободило животных от этой зависимости и тем самым открыло совершенно новые, недоступные раньше, пути для эволюционного процесса.

Наступление невозбудимости мышц в зоне относительно высоких температур определяется теплоустойчивостью мышечных белков (Ушаков и Гастева, 1953). Следовательно, различная теплоустойчивость мышц является прямым указанием на различную теплоустойчивость их мышечных белков. Последнее было подтверждено также специальными опытами, выполненными с помощью другой методики как на мышечной ткани (Комкова и Ушаков, 1955; Ушаков, 1956 б), так и на мерцательном эпителии (Александров и Арронет, 1956). Отсюда можно заключить, что видовое приспособление тканей холоднокровных к температуре имеет субстанциональный характер и объясняется видовой специфичностью клеточных белков.

Все эти данные показывают, что в процессе видообразования происходит коренная перестройка организма, сопровождающаяся приспособительным изменением клеточных белков.

Такой тип приспособительной реакции организма был назван нами клеточным, так как он непосредственно связан с прямым приспособлением клеток к окружающим организм условиям [1].

К иным выводам приводит сравнение теплоустойчивости различных организмов, принадлежащих к одному виду. Однако прежде чем перейти к обсуждению этих выводов, необходимо сформулировать второе экофизиологическое правило, из которого они вытекают: у холоднокровных животных теплоустойчивость тканей является характерным видовым признаком, который, как правило, не зависит от условий обитания вида в отдельных участках его ареала. Это правило оказалось справедливым не только для клеток сухопутных животных, но в такой же мере для тканей морских и пресноводных организмов. Однако совершенно неожиданным фактом явилась возможность приложения этого правила к изученным нами политическим видам, таким как Astacus leptodactylus Eschh., Bufo bufo (L.), Mytilus galloprovincialis Lam. и др. [2]

Отсутствие выраженной географической и экологической изменчивости в теплоустойчивости тканей у холоднокровных является, по нашему мнению, естественным следствием большого однообразия белковой структуры тканей всех организмов, принадлежащих к одному виду. Эта точка зрения была также подтверждена специальными опытами, выполненными на мышечной ткани жаб (Ушаков, 1955 а; Пантелеева и Ушаков, 1956). Естественно поэтому считать, что видовое постоянство белкового состава тканей холоднокровных должно быть рассмотрено как один из самых существенных признаков вида, который отличает его от более высоких таксономических категорий.

Поставленные нами опыты дают основание предполагать, что в процессе образования подвидов значительных цито-физиологических изменений в

---

[1] Мы различаем прямое и косвенное участие клеток в процессе приспособления организма к экологическим условиям, однако из-за отсутствия экспериментального материала совсем не разбираем вопроса о том, каким способом оно возникает: в результате приспособительной изменчивости или как следствие естественного отбора.

[2] В начале исследования нам казалось, что одинаковая тепловая чувствительность тканей разных подвидов может быть объяснена чисто методическими причинами (ошибкой метода). Однако по мере дальнейшего накопления материала такое объяснение представлялось все менее и менее вероятным. Дело в том, что различие в теплоустойчивости тканей между близкими видами выражено достаточно резко и поэтому предположение о том, что различие в теплоустойчивости тканей отдельных подвидов так мало, что не может быть обнаружено используемым методом, само по себе требует дополнительных предположений и объяснений, основания для которых, по нашему мнению, пока отсутствуют.

организме, как правило, не происходит. Следовательно, приспособление в данном случае не является клеточным, а принадлежит к принципиально другому типу, который был назван нами системным (Ушаков, 1956). Под этим термином мы понимаем не прямое приспособление всех клеток организма к окружающим микроклиматическим условиям, а приспособление организма как единой системы (как целого). Примером такого рода приспособления могут служить изменения сезона размножения, скорости эмбрионального развития, поведения животных и многие другие. В результате такого приспособления, несмотря на различие климатических условий в разных участках ареала, все представители одного и того же вида существуют, а главное, проходят ранние стадии онтогенеза в относительно близких микроклиматических условиях. Отсюда можно заключить, что системное приспособление имеет консервативный характер, так как в этом случае приспособленное к новым условиям животное фактически претерпевает незначительные изменения и по существу остается самим собой.

Таким образом, несмотря на явное различие в условиях обитания и возникшее в результате этого морфологическое разнообразие, все представители одного и того же вида холоднокровных обладают, как правило, очень близкой, а может быть, и тождественной, белковой структурой.

Мы придаем такое большое значение определению теплоустойчивости тканей только потому, что оно позволяет судить о биологически важном свойстве белка живых клеток, чего пока не дает права делать ни одна из известных нам физико-химических или даже иммуно-биологических методик. Вместе с тем, естественно возникает вопрос, позволяют ли экспериментальные данные, касающиеся теплоустойчивости тканей, которая характеризует белковое приспособление только к повышенной температуре, делать более широкие выводы, затрагивающие приспособление и к другим экологическим факторам. Это сомнение имело бы основание, если бы определение теплоустойчивости тканей указывало только на приспособительное изменение белков организма, однако на самом деле степень теплоустойчивости белка является настолько важной и специфической характеристикой, что ее используют в качестве критерия для отождествления двух белков неизвестной природы (H. M. Vernon, 1899; C. H. Vrooman, 1907; A. E. Mirsky, 1937). Вот почему одинаковая теплоустойчивость тканей всех представителей, принадлежащих к одному виду, рассматривается нами как доказательство если не тождества, то во всяком случае большого однообразия их белковой структуры. Нельзя, конечно, думать, что это однообразие касается в одинаковой мере всех белков, входящих в состав клеток организма. Оно относится лишь к основной их массе, от которой зависит теплоустойчивость тканей, тогда как известные белковые различия существуют и могут быть обнаружены не только между отдельными расами (H. Glock, 1914; Талиев, 1941; E. H. Dannevig, 1955), но даже между особями одной и той же разновидности [например, работа K. Geyer (1913) о половых различиях, данные о группах крови и др.]. Этого можно было ожидать, так как осуществление системной адаптации в известных случаях, по-видимому, может быть также связано с изменением белковой структуры специализированных органов и тканей.

Полученный экспериментальный материал не дает основания для каких-либо сомнений в существовании некоторого количества видов с изменчивой протоплазмой, но он определенно говорит о значительной консервативности протоплазмы у большинства видов холоднокровных животных. Этот факт интересно сопоставить с морфологической консервативностью видов, о которой можно судить, сравнивая ископаемых животных с существующими ныне формами, так как при этом обнаруживаются

те большие сроки, за которые виды морфологически не изменились или, говоря точнее, изменились очень мало. Такого рода примеры известны каждому биологу, однако принято думать, что это касается каких-то исключительных форм, которые можно назвать «живыми ископаемыми». Действительно, сохранение более или менее неизмененных видов в течение десятков миллионов лет и больше встречается лишь в единичных случаях, однако огромное большинство современных видов холоднокровных появилось уже многие десятки и сотни тысяч лет тому назад. Так, Финнеган (S. Finnegan, 1931) установила, что 26% всех известных как современных, так и ископаемых видов крабов Центральной Америки существует со времени появления Панамского перешейка, т. е. 2—3 млн. лет. Еще более консервативны виды у моллюсков и иглокожих. В качестве примера можно привести морских ежей, у которых виды существуют 12 и даже 20—25 млн. лет (E. Mayr, 1954). У наземных холоднокровных темпы эволюции оказываются значительно более высокими, однако и в этом случае современные виды холоднокровных возникли уже давно. Насколько можно судить по остаткам насекомых, находимых в янтаре, современные виды появились уже в конце третичного периода, т. е. более 1 млн. лет назад, и существуют с тех пор без существенных морфологических изменений (A. Handlirsch, 1925; R. Jeannel, 1949).

Приведенные данные говорят о том, что возраст большинства современных видов насчитывает многие тысячи и даже миллионы лет, в течение которых они морфологически изменились очень мало. Вместе с тем результат наших работ показывает, что даже в том случае, когда морфологические отличия имеются и формы можно причислить к разным подвидам, белковые различия между ними, как правило, либо отсутствуют, либо ничтожно малы. Таким образом, обе эти группы фактов говорят об одном и том же явлении — значительной консервативности большинства видов холоднокровных.

Согласно полученным экспериментальным данным, различия между видами, а также между большинством подвидов и рас, имеют разное содержание. Этот факт не может быть безразличным для проблемы видообразования. Поэтому, несмотря на отсутствие специальных данных, экспериментально обосновывающих нашу точку зрения, мы считаем все же уместным изложить некоторые предположения по этому поводу. По отношению к проблеме видообразования и к вопросу о взаимоотношении между видами и разновидностями всех зоологов можно разделить на две группы. Большинство авторов вслед за Дарвином рассматривает любую разновидность как потенциальный зачаток нового вида и не находит принципиального различия между подвидами, с одной стороны, и видами, с другой. Так, например, крупный теоретик Ренш (B. Rensch, 1938) формулирует эту мысль следующим образом: «Черты, которыми отличаются расы, имеют тот же самый характер, как и черты, которые разделяют «полноценные» виды, живущие бок о бок» (стр. 278). Еще более категорично высказывается на эту тему крупнейший американский систематик Майр (1947), который в заголовке одного из параграфов своей монографии прямо пишет, что «...нет качественной разницы между видовыми и подвидовыми признаками» (стр. 255). При этом необходимо оговориться, что, формулируя свое мнение таким образом, авторы имеют в виду не столько диагностические признаки, которые удобно использовать для определения вида животного, сколько те кардинальные (подчас точно не установленные) морфологические особенности, которые отличают виды друг от друга. Отрицание качественного различия между видом и разновидностью дает авторам основание использовать морфологическое разнообразие особей для построения теории видообразования через эволюцию разновидностей.

В противовес этой точке зрения другая, более малочисленная группа исследователей (Берг, 1922; R. Goldschmidt, 1935, 1940) считает, что раз-

личие между видами и разновидностями так велико, что не только не дает никаких оснований для теории происхождения видов из разновидностей, но фактически противоречит этому представлению.

Как нам кажется, в известной мере правильны обе точки зрения, но обе они требуют определенных оговорок и дополнений. Верно, что различия между близкими видами имеют, как правило, совсем иной характер, по сравнению с различиями особей внутри одного и того же вида. Не вызывает у нас также сомнений, что происхождение видов сопровождается коренным изменением организма, которое приводит к приспособительному изменению клеточных белков, в то время как для образования большинства рас этот путь формообразования не является типичным. При образовании рас изменения белковой структуры клеток обычно не происходит или оно незначительно, приспособительное изменение в данном случае имеет системный характер, и, следовательно, речь идет о совсем ином типе формообразования, который, в отличие от первого, является консервативным. Эти данные, однако, ни в коей мере не могут служить доказательством, опровергающим теорию происхождения видов из разновидностей.

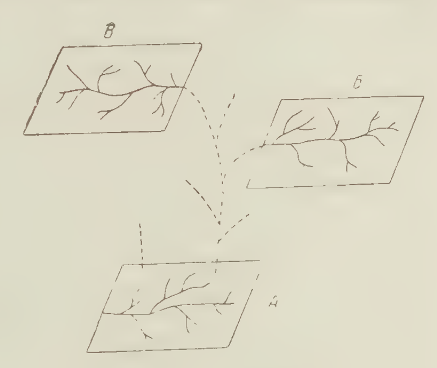


Рис. 5. Объяснения см. в тексте

Дело в том, что имеющийся в нашем распоряжении материал достаточен лишь для формулировки общего правила, но он не дает никаких оснований для отрицания более или менее часто встречающихся исключений. Вместе с тем, именно эти исключения, по всей вероятности, и имеют решающее значение для выяснения проблемы видообразования у холоднокровных.

Из сказанного очевидно, что мы предполагаем наличие в природе двух принципиально различающихся типов формообразования, которые являются результатом двух типов приспособительных реакций. Первый тип формообразования непосредственно связан с приспособительным изменением клеточных белков. Поскольку близкие виды животных имеют существенные белковые различия, следует признать, что новые виды возникают в результате такого формообразовательного процесса и что поэтому его следует назвать п о с т у п а т е л ь н ы м. Второй тип формообразования связывается нами с системным типом приспособления, при котором изменение белков и клеток имеет второстепенное значение или вовсе отсутствует. Оно имеет консервативный характер и поэтому может быть названо к о н с е р в а т и в н ы м.

Для пояснения развиваемой точки зрения на рис. 5 приведена объемная схема. Три горизонтальные плоскости на этом рисунке представляют собой схематическое изображение внутривидовой дифференциации трех систематически близких политипических видов. Появление большинства подвидов является результатом консервативного формоообразования, поэтому внутривидовая дифференциация изображена в одной плоскости.

Все подвиды живут в очень разных климатических условиях, но в сходном микроклимате, что достигается различными способами системного приспособления. Поскольку эти формы обладают однородным белковым составом, можно думать, что они потенциально более или менее равноценны (в смысле способности к поступательному формообразованию). В процессе расселения или вследствие резкого изменения условий существования некоторые разновидности целиком или частично могут попасть в такую обстановку, при которой системное приспособление является недостаточным и для выживания необходима коренная перестройка белка

организма. Это формообразование изображено на схеме в вертикальной плоскости. Возникающие при этом подвиды изображены в виде разветвленных линий, нанесенных пунктиром, так как реальное существование таких разновидностей еще не доказано.

Схема показывает, что в результате поступательного формообразования одной из разновидностей вида *А* возникает два новых вида *Б* и *В*. В результате расселения новых видов по ареалу и использования при этом разных способов системной адаптации возникает целая сеть новых подвидов [3].

Наиболее слабым местом развиваемой гипотезы является отсутствие доказательств в пользу существования поступательно развивающихся подвидов, которые рассматриваются нами как зачинающиеся виды. Обнаружение таких поступательно развивающихся подвидов и изучение условий, в которых этот тип формообразования происходит, призваны в общих чертах ответить на вопрос о механизме образования видов. При этом должно выясниться, в какой мере существование двух разных типов формообразования можно объяснить двумя различно направленными путями естественного отбора.

Из сказанного очевидно, что двум сформулированным выше эко-физиологическим правилам мы не придаем абсолютного значения. Мы не только предполагаем наличие некоторого количества исключений, но имеем известное основание считать, что анализ этих исключений представляет собой значительный интерес для понимания эволюционного процесса. Исключение из правила видового постоянства теплоустойчивости тканей будет встречаться только у динамичных (зачинающихся) видов, поэтому большое количество исключений в какой-либо систематической группе явится доказательством ее эволюционной пластичности. Что касается исключений из второго правила, то они будут указывать на малую зависимость процесса видообразования в данной группе животных от температуры обитания.

Представление о двух типах формообразования, из которых один имеет место только при образовании рас, а другой — преимущественно при образовании видов, помогает избежать тех трудностей, которые возникают при сравнении скоростей внутривидовой и межвидовой эволюции для широко распространенной точки зрения, рассматривающей по существу любую разновидность, как определенную ступень к образованию нового вида. Эти затруднения заключаются в том, что для образования большинства подвидов требуются такие большие сроки, которые трудно согласовать с относительно быстрыми темпами эволюции животного мира в целом. Подводя итог обсуждению вопроса о скорости образования видов, Майр (1947) заключает, что «...было бы ошибкой делать выводы о темпе видообразования основываясь полностью на темпе образования подвидов... Виды, которые уже приобрели физиологическую изоляцию, расходятся гораздо быстрее, чем подвиды, принадлежащие к одному скрещивающемуся целому» (стр. 342). Другими словами, в полном соответствии с высказываемой нами гипотезой, разбираемые Майром факты показывают,

[3] Было бы очень заманчиво трактовать образование видов как самый маленький из возможных ароморфозов (микроароморфоз), а образование консервативных подвидов — как идиоадаптацию. Следует, однако, подчеркнуть, что развиваемые А. Н. Северцовым (1931, 1934) взгляды касаются высших таксономических категорий, и это дает автору право говорить о прогрессивной эволюции организмов. В нашей работе не случайно был применен более нейтральный термин — поступательное развитие, так как сравнение двух близких видов, например, озерной и травяной лягушек или любой другой пары видов, не позволяет считать одну из них более прогрессивной, по сравнению с другой. Оценивая материал с общих позиций, следует признать, что и образование видов и образование консервативных подвидов должно быть причислено к идиоадаптациям, т. е. к приспособлению к частным условиям обитания.

что темп образования большинства подвидов значительно отличается от темпа образования видов и что образование последних требует каких-то новых условий [4]. Не отрицая задерживающего влияния свободного скрещивания на процесс дивергенции форм, мы, однако, предполагаем, что речь идет не только о разных скоростях эволюции, но и о разных ее направлениях. Именно поэтому различие в скоростях эволюции, обусловленных двумя разными направлениями эволюционного процесса, не может быть противопоставлено дарвиновскому пониманию происхождения видов из разновидностей. Те трудности для теории, о которых мы упоминали, если стать на нашу точку зрения, вообще отсутствуют. Они были сформулированы на основании ошибочной попытки привлечь консервативное формообразование в качестве примера, поясняющего процесс образования видов, в основе которого лежит совсем иной тип формообразования.

Представление Дарвина о том, что разновидности являются зачатками нового вида, кажется нам правильным в том отношении, что виды представляют собой дальнейшие этапы в развитии разновидностей. Однако эта формулировка будет ошибочна, если допустить, что возникновение любой разновидности является определенным шагом на пути к образованию нового вида. Это обстоятельство, видимо, учитывалось и самим автором «Происхождения видов», о чем можно судить по составленной им схеме дивергентного расхождения признаков, где образование большого количества разновидностей, отмеченное на схеме Дарвина пучками расходящихся пунктиров, приводит к поступательному развитию лишь очень ограниченного числа видов (Дарвин, 1939, стр. 360—361). Развиваемая нами рабочая гипотеза представляет собой попытку конкретизировать эту схему Дарвина, исходя из допущения о существовании двух путей и соответственно — двух типов формообразовательного процесса, из которых один связан с коренной перестройкой организма и ведет к поступательной эволюции, а второй имеет консервативный характер и определяет относительное постоянство вида.

Все выводы работы были сделаны на основании опытов, поставленных с тканями различных холоднокровных животных, начиная с червей и кончая пресмыкающимися. Естественно возникает вопрос, в какой мере наши выводы могут быть приложимы к другим организмам.

Несомненно, что роль клеточной и системной адаптации в приспособлении организма к среде в разных систематических группах совсем не одинакова. Есть основание предполагать, что у неподвижных одноклеточных организмов существует только клеточный тип адаптации. Вместе с тем у подвижных одноклеточных организмов, в связи с наличием определенных таксисов, уже можно думать о наличии некоторых зачатков системного приспособления. В процессе эволюции роль последнего все увеличивается. При этом системное приспособление обеспечивает подвижное взаимодействие организма со средой при минимальном изменении его клеток, причем в процессе эволюции не только возрастает степень участия системной адаптации, но и меняется ее характер. Если у низших животных относительное постоянство клеток, как это было показано в настоящей работе на примере приспособления к температурному фактору у холоднокровных, достигается путем экологического приспособления, то у высших животных, в связи с появлением постоянства внутренней среды, оно обеспечивается в первую очередь теми физиологическими регулятор-

---

[4] Работы, касающиеся темпов эволюции, посвящены проблеме развития животного мира в целом и показывают наличие неравномерности темпа у разных групп животных (Шмальгаузен, 1943, 1946; Рубцов, 1945; Майр, 1947; Симпсон, 1948). При такой общей постановке вопроса нет особой необходимости останавливаться специально на сравнении темпов эволюции подвида, видов и даже родов. Иначе обстоит дело при рассмотрении проблемы видообразования. Поэтому небезынтересно отметить, что для демонстрации медленных темпов эволюции авторы обычно приводят в качестве примера образование подвидов, а для демонстрации быстрой эволюции — темп образования родов и видов.

ными механизмами, от которых зависит это постоянство внутренней среды, а экологические изменения приобретают, видимо, вторичное значение.

В связи со сказанным можно предполагать, что процесс видообразования у высших позвоночных животных имеет совсем иное содержание и связан в основном не с клеточным, а с системным приспособлением. Такое предположение, однако, фактически не обосновано, и дальнейшее накопление экспериментальных данных, возможно, покажет совсем неожиданное для нас решение вопроса.

В заключение работы необходимо подчеркнуть, что проникновение эволюционного учения в систематику поставило акцент на динамических качествах вида и позволило многим авторам рассматривать вид как определенную стадию эволюционного процесса, которая принципиально не отличается от таких же стадий более мелких таксономических категорий. Полученные данные находятся в явном противоречии с подобным представлением. Они показывают, что общепринятая точка зрения переоценивает динамические качества вида и недооценивает те белковые различия, которые существуют между видами, но, как правило, отсутствуют у подвидов, принадлежащих к одному виду.

Считаю приятным долгом принести глубокую благодарность директору Зоологического института Армянской ССР А. С. Аветян и заведующему отделом сравнительной морфологии П. П. Гамбаряну за предоставленную возможность выполнить экспериментальную часть этой работы, а И. С. Даревскому — за многочисленные советы и любезную помощь при добыче животных.

Выводы

1. В работе изучалась теплоустойчивость изолированных мышц лягушек и ящериц в связи с их вертикальным распространением. Теплоустойчивость тканей систематически близких видов холоднокровных различна и находится в прямой связи с температурой обитания вида. Это означает, что в процессе видообразования происходит коренная перестройка организма, сопровождающаяся приспособительным изменением клеточных белков.

2. У холоднокровных животных теплоустойчивость тканей является характерным видовым признаком, который в значительной степени не зависит от условий обитания вида в отдельных участках его ареала. Это справедливо также для изученных нами политипических видов и дает основание сделать вывод о значительной консервативности протоплазмы большинства видов у холоднокровных животных.

3. По-видимому, большинство подвидов политипических видов представляет собой результат консервативного формообразования, при котором различные подвиды являются вариациями одинакового или очень близкого по своей белковой структуре организма. Высказывается предположение, согласно которому в природе существует также и поступательное формообразование, приводящее к появлению цито-физиологически отличных подвидов, которые и являются зачатками новых видов.

4. Общепринятая в настоящее время среди зоологов точка зрения на вид переоценивает динамические качества вида и недооценивает те белковые различия, которые существуют между видами, но, как правило, отсутствуют у подвидов, принадлежащих к одному виду.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я., 1952. О связи между теплоустойчивостью протоплазмы и температурными условиями существования, Докл. АН СССР, т. LXXXIII, № 1.

Александров В. Я. и Арронет Н. И., 1956. Аденозинтрифосфат вызывает движение ресничек мерцательного эпителия, убитого глицериновой экстракцией («клеточная модель»), Докл. АН СССР, т. 110, № 3.

Банников А. Г., 1954. Материалы по биологии земноводных и пресмыкающихся южного Дагестана, Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та, т. 28, № 2.

Берг Л. С., 1922. Номогенез, Тр. Геогр. ин-та, т. 1.

Гумилевский Б. А., 1939. Батрахофауна Армении и Нахичеванской АССР, Зоол. сб., Арм. филиал АН СССР, вып. 1.
Даль С. К., 1954. Животный мир Армянской ССР, Ереван, т. 1.
Дарвин Ч., 1939. Происхождение видов, Собр. соч., Изд-во АН СССР, т. 3.
Комкова А. И. и Ушаков Б. П., 1955. Температурная инактивация аденозинтрифосфатазы мышц травяной и озерной лягушек, Докл. АН СССР, т. 102, № 6.
Майр Э., 1947. Систематика и происхождение видов, ИЛ.
Пантелеева Н. С. и Ушаков Б. П., 1956. Сравнение температуры инактивации аденозинтрифосфатазы мышц типичного и кавказского подвидов серой жабы, Докл. АН СССР, т. 109, № 1.
Рубцов И. А., 1945. О неравномерности темпа эволюции, Ж. общ. биол., т. 6, № 6.
Северцов А. Н., 1934. Главные направления эволюционного процесса, Изд. 2-е, Биомедгиз.— 1949. Морфологические закономерности эволюции, Собр. соч., т. V, Изд-во АН СССР.
Симпсон Д. Г., 1948. Темпы и формы эволюции, ИЛ.
Талиев Д. Н., 1941. Серологический анализ рас байкальского омуля, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VI, вып. IV.
Терентьев П. В., 1927. Miscelanea Herpeto-Batrachologica. VI. Bemerkungen über die Systematik und Verbreitung der grünen Frösche, Zool. Anz., Bd. 74, Hft. 1—4.
Терентьев П. В. и Чернов С. А., 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных, Изд-во «Сов. наука», М.
Ушаков Б. П., 1955. Теплоустойчивость мускулатуры земноводных в связи с условиями существования вида, Зоол. ж., т. XXXIV, вып. 3.— 1955 а. Исследование теплоустойчивости мускулатуры пойкилотермных животных в связи с условиями существования вида, Канд. дисс., Зоол. ин-т АН СССР, Л.— 1956. Теплоустойчивость мускулатуры мидий и пиявок в связи с условиями существования вида, Зоол. ж., т. XXXV, вып. 7.— 1956а. Теплоустойчивость мускулатуры ракообразных в связи с условиями существования вида, Изв. АН СССР. Сер. биол., № 5.— 1956 б. Теплоустойчивость клеточных белков холоднокровных животных в связи с видовым приспособлением к температурным условиям существования, Ж. общ. биол., т. 17, № 2.
Ушаков Б. П. и Гастева С. В., 1953. Температурный коэффициент термонаркоза соматической мускулатуры пиявки, Докл. АН СССР, т. LXXXVIII, № 6.
Чернов С. А., 1939. Герпетологическая фауна Армянской ССР и Нахичеванской АССР, Зоол. сб., Арм. филиал АН СССР, вып. 1.
Шмальгаузен И. И., 1943. Темп эволюции и факторы, ее определяющие, Ж. общ. биол., т. 4, № 5.— 1946. Факторы эволюции, Изд-во АН СССР.
Adensamer E., 1934. Über den Verlust der Leitfähigheit des Nervus ischiadicus durch Erwärmung bei Lacertilien, Z. vergl. Physiol, Bd. 21, Hft. 4.
Dannevig E. H., 1955. Adskillelse av marine fiskearten og deres raser red hjelp av Krometografi, цит. по Рефер. ж., «Биология», 1956, № 19.
Delwig W., 1928. Über die Selbstständigkeit von Rana camerani, Blgr. Zool. Anz., Bd. 79, Hft. 1—2.
Finnegan S., 1931. Report on the Brachyura collected in Central America, the Gorgona and Galapagos Islands, J. Linnean Soc. London, vol. 37, No. 255.
Geyer K., 1913. Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung der Insektenhämolymphe und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung, Z. wiss. Zool., Bd. 104, Hft. 3.
Glock H., 1914. Rassenverwandschaft und Eiweissdifferenzierung, Biol. Zbl., Bd. 34.
Goldschmidt R., 1935. Geographische Variation und Artbildung, Naturwissenschaften, Bd. 23, Hft. 11.— 1940. The material basis of evolution, London.
Handlirsch A., 1925. Palaeontologie, Schröder's Handbuch der Entomol., Bd. 3.
Jeannel R., 1949. Classification et phylogénie des insectes fossiles. Evolution et geonémie, Traité de Zool., P. Grassé, T. IX.
Lanz L. A. und Cyren O., 1913. Über die Indentität von Rana macrocnemis und Rana camerani, Zool. Anz., Bd. 43, Nr. 5.
Mayr E., 1954. Geographic speciation in tropical echinoids, Evolution, vol. 8, No. 1.
Mertens R., 1952. Türkiye Amphibi ve Reptilleri Hakkinda — Amphibien und Reptilien aus der Türkei, Revue fac. sci. Univers. Instambul, Ser. B, T. XVII, No. 1.— 1953. Weiteres zur Kenntnis der Herpetofauna der asiatischen Türkei, Revue fac. de sci. Univers. Istambul, Ser. B, T. XVIII, No. 3—4.
Mirsky A. E., 1937. Contraction of muscle and denaturation of myosin, Proc. Soc. Exptl. Biol. and Med., vol. 37, No. 1.
Patzl H., 1933. Vergleichende Untersuchungen über die Wärmecontraktur und Wärmelähmung der quergestreiften Muskeln von Eidechsen und Fröschen, Pflügers Arch. ges. Physiol., Bd. 231, Hft. 1.
Rensch B., 1938. Some problems of geographical variation and species formation, Linnean Soc. London, vol. 150, pt. 4.
Vernon H. M., 1899. Heat rigor in cold-blooted animals, J. physiol., vol. 24.
Vrooman C. H., 1907. Heat rigor in vertebrate muscle, Biochem. J., vol. 2, No. 7—8.

ON THE CONSERVATISM OF PROTOPLASM OF THE SPECIES OF POIKILOTHERMAL ANIMALS

B. P. USHAKOV

Institute of Cytology, Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

The paper deals with the heat resistance of isolated muscles of two species of frogs (Rana camerani Boul. and R. ridibunda Pall.) and three species of Lizards [Agama caucasica (Eichw.), Lacerta saxicola defilippii (Camer) and L. strigata Eichw.] in connection with their vertical distribution. The comparison of the muscle heat resistance is carried out in two lines: on the one hand, in representatives of the same species caught at various altitude, on the other hand, in closely related species.

Heat resistance of tissues of systematically close species of poikilothermal animals is different and it is directly correlated to the environmental temperature of the given species. As it was demonstrated in a number of special experiments (Ushakov and Gasteva, 1952; Ushakov, 1956; Alexandrov and Arronet, 1956) heat resistance of tissues is determined by the heat resistance of proteins contained in them. Hence, we may believe that in the process of speciation a radical readjustment of the organism takes place followed by the adaptive alteration of cell proteins.

Heat resistance of tissues in poikilothermal animals is a pronounced specific character to a great extent independent of the existence of a species in different parts of its range. This principle is also applicable to polytypical species; this fact allows to ascertain a considerable conservatism of protoplasm in most species of poikilothermal animals. Therefore we believe that the majority of subspecies of polytypical species are a result of «conservative variation» in the process of which different subspecies are modifications of the organism identical or similar in its protein structure. These subspecies are not directly related to the process of speciation. It is supposed that «progressive variation» also exists in nature resulting in the formation of subspecies differing in their proteins. These subspecies are the germ of new species.

The conception of a species now widespread among zoologists overestimates the dynamic (variable) qualities of species and underestimates protein differences which are to be found between species but are lacking as a rule, between subspecies belonging to the same species.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 5

ЭВОЛЮЦИЯ ХАРАКТЕРА ОПЛОДОТВОРЕНИЯ НАЗЕМНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

М. С. ГИЛЯРОВ

Институт морфологии животных Академии наук СССР (Москва)

Для многих групп водных организмов, особенно ведущих прикрепленный образ жизни, а также для таких групп, как полихеты, иглокожие и большинство рыб, характерно наружное оплодотворение[1]: самцы выбрасывают половые продукты непосредственно во внешнюю среду, в воду, двигаясь в которой, сперматозоиды достигают готовых к оплодотворению яиц. В ряде случаев у водных организмов оплодотворение происходит неизбирательно, независимо от местонахождения партнера, что особенно характерно для прикрепленных и малоподвижных форм. У подвижных организмов и при наружном оплодотворении может иметь место спаривание, увеличивающее вероятность оплодотворения (многие рыбы, например лососевые). Другим путем повышения вероятности наружного оплодотворения является скопление организмов в период оплодотворения на ограниченной площади (многие рыбы, полихеты Eunice и т. п.). И у типично водных форм могут быть разные способы оплодотворения. Наружное неизбирательное оплодотворение связано с массовостью особей вида, при которой и рассеивание спермы в воде обеспечивает оплодотворение яиц. Для форм с более редкой встречаемостью особей характерна тенденция к спариванию, ведущему к избирательному оплодотворению, которое может быть наружным (рыбы), наружно-внутренним (многие пиявки), сперматофорным (многие раки, головоногие), настоящим внутренним (переднежаберные моллюски). Внутреннее оплодотворение наиболее надежно, но обеспечивает оплодотворение лишь сравнительно небольшого числа яйцеклеток, продуцируемых незначительным количеством женских особей.

Для наземных открыто живущих животных характерно внутреннее оплодотворение, являющееся необходимой предпосылкой к жизни на суше, непременным условием освобождения от связи с водной средой. В воздушной среде невозможно существование сперматозоидов — голых, часто жгутиковых, клеток — и их движение к яйцеклетке. У наземных форм жидкость, обеспечивающая движение сперматозоида к яйцу, находится в женских половых протоках. Быстрое высыхание семенной жидкости на суше делает невозможным наружное оплодотворение у сухопутных животных.

В группах водных животных, имеющих внутреннее оплодотворение, переход к наземному образу жизни не лимитируется характером размножения, примером чему могут служить наземные переднежаберные моллюски и формирование подкласса наземных легочных моллюсков.

---

[1] Термин «о п л о д о т в о р е н и е» применяется в двух смыслах: в более узком — для обозначения процесса проникновения сперматозоида в яйцо и в более широком, включающем и предшествующий процесс выведения половых продуктов из половых протоков родительских особей. В данной статье термин «оплодотворение» понимается в более широком смысле.

В типе членистоногих, изобилующем наземными группами, очень распространено внутреннее оплодотворение. Из водных форм оно характерно для наиболее специализированных, таких, как усоногие, из низших или короткохвостые десятиногие, из высших ракообразных.

Все наземные членистоногие характеризуются тем, что оплодотворение яйца происходит у них в материнском организме, однако внутреннее оплодотворение достигается в разных группах настолько разнообразными и явно не связанными друг с другом способами, с помощью совершенно не гомологичных друг другу органов, что В. Н. Беклемишев (1952) уверенно мог писать, что «...членистоногие выводятся из низших аннелид, т. е. животных, обладающих наружным оплодотворением и лишенных совокупительных органов. Чрезвычайное разнообразие совокупительных приспособлений у членистоногих показывает, что они возникали независимо в различных стволах этого подтипа» (стр. 662) [2].

Можно добавить, что даже в пределах класса насекомых нередки случаи необычного типа спаривания и нигде в других группах не встречаемого строения копулятивного аппарата (например, у стрекоз). Поэтому не удивительно, что вопрос об эволюции оплодотворения у членистоногих, даже в работах, трактующих проблемы филогении этих животных (R. E. Snodgrass, 1938; Иванов, 1955), затрагивается лишь вскользь, без подробного анализа.

Мною развито положение о том, что почва была промежуточной средой в процессе филогенеза наземных членистоногих, в частности насекомых (Гиляров, 1948а, 1949, 1957). Было показано, что по условиям водного режима почва как среда обитания занимает как бы промежуточное положение между водной и воздушной средами. Почва — трехфазная система, и воздух в ней насыщен водяными парами; дефицит влажности воздуха в почве бывает невелик и ограничивается поверхностным горизонтом, возникая только при изменениях температуры, причем быстро компенсируется за счет подвижных форм влаги.

Многие физиологические особенности почвенных членистоногих, например такие, как проницаемость покровов для газообмена, воды и солей, сближают почвенных обитателей с обитателями водоемов. Естественно, что и в характере оплодотворения почвенных членистоногих могли возникнуть особенности, сближающие их с водными организмами. В ходах и полостях почвы, благодаря 100%-ной относительной влажности воздуха, возможно сохранение жизнеспособности спермы, пребывание ее в течение некоторого времени в жидком состоянии.

Однако выбрасывание семенной жидкости непосредственно во внешнюю среду в почве делало бы невозможным движение сперматозоидов. Вследствие сильной адсорбционной способности почвы, жидкость спермы быстро всасывалась бы, а такие мелкие клетки, как сперматозоиды, адсорбировались бы на поверхности твердых частиц в пленках воды и утрачивали способность к передвижению. Известно, что почвенные Protozoa (амебы, жгутиковые, инфузории) при нормальном увлажнении почвы находятся в неподвижном состоянии, будучи адгезированы к поверхности почвенных частиц, и питаются только теми пищевыми частицами, которые попадают в ту же пленку воды (S. Waksman, 1927; M. Koffman, 1929, и др.). Активное передвижение простейших в почве (а также, например, зооспор капустной килы, фикомицетов и т. д.) возможно только при полном насыщении почвы водой при ее затоплении. Но следует иметь в виду, что почвенные простейшие являются не столько обитателями почвы, сколько тех небольших скоплений воды, которые в ней имеются, т. е. всегда являются обитателями водоемов, хотя бы микроскопических, что и дает гидробиологам основание рассматривать почвенную влагу как пример специфических водоемов (Зернов, 1949). Почвенные членистоногие, наоборот, не бывают активны в периоды затопления почвы и переходят к активности лишь после исчезновения свободноподвижной гравитационной влаги (A. E. Cameron, 1913; Гиляров, 1939).

Таким образом, выбрасывание незащищенной спермы непосредственно во внешнюю среду в период активности почвенных членистоногих (как это имеет место у водных форм) исключает возможность движения сперматозоидов, а состояние почвы, при

---

[2] В. Н. Беклемишев рассматривает Annelida и Arthropoda как подтипы типа Articulata, как это делал Кювье.

котором теоретически можно было бы допустить движение сперматозоидов, исключает активность взрослых форм. Кроме того, надо учесть исключительное обилие в почве микроорганизмов, заражение которыми незащищенной спермы при ее непосредственном контакте с почвой вело бы также к гибели сперматозоидов.

В почве, однако, возможны промежуточные между наружным и внутренним способы оплодотворения. Своеобразным примером может служить оплодотворение земляных червей (Lumbricidae), у которых оно на первом этапе напоминает внутреннее, а на втором и по-сути — наружное. Внешней средой для оплодотворяемого яйца является жидкость кокона.

Всякий процесс оплодотворения у многоклеточных можно рассматривать как двухэтапный: первый этап — выведение спермы из гонад и половых протоков мужской особи; второй этап — попадание спермы в непосредственную близость к яйцеклеткам, обеспечивающее слияние гамет. Чаще всего эти этапы бывают сближены во времени, и семенная жидкость выводится прямо в воду, где находятся яйца (при наружном оплодотворении), или непосредственно в женские половые пути (при внутреннем).

Образ жизни (в частности, способ оплодотворения) и биология размножения почвенных членистоногих до самого последнего времени были почти неизвестны. Недооценивалась также специфика почвы как среды обитания. Это и явилось причиной отсутствия четких представлений об эволюции типов оплодотворения у наземных членистоногих, в том числе у насекомых.

У почвенных низших членистоногих при большом варьировании деталей оплодотворение протекает однотипно. Оно слагается из двух этапов, причем носит «промежуточный» характер, будучи наружным на первом и внутренним на втором этапе.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У ХЕЛИЦЕРОВЫХ

Для единственной современной группы водных хелицеровых — мечехвостов (Xiphosura) характерно типично наружное оплодотворение. У Limulus при спаривании, происходящем в ямках, вырываемых на прибрежных песчаных отмелях, самцы поливают спермой икру, выметываемую в воду самкой (Иванов, 1933).

Низшие наземные Chelicerata — скорпионы (группа, несомненно близкая к Xiphosura) связаны с поверхностным слоем почвы.

Как все связанные с почвой беспозвоночные, скорпионы требовательны к повышенной влажности воздуха и в сухих местностях обитают в расселинах скал и под камнями — в полостях, где влажность воздуха близка к насыщению. Многие же виды, как например, наш кавказский Euscorpius, живут в подстилке влажных лесов. Во всех старых руководствах можно встретить указания на то, что у скорпионов в оплодотворении играют какую-то роль гребешки; в более новых руководствах приводятся описания «игр» спаривающихся скорпионов, наблюдавшихся еще Фабром. Но самый процесс оплодотворения был изучен совсем недавно и детально описан в ряде работ немецких авторов для Euscorpius italicus (H. Angermann, 1955; H. Angermann und F. Schaller, 1956; F. Schaller, 1955).

Не останавливаясь на подробностях поведения скорпионов при спаривании, укажу только, что самец, держа самку педипальпами за дистальные концы ее педипальп, откладывает на субстрат сперматофор. Откладка сперматофора протекает следующим образом: самец быстрым движением опускает заднебрюшие, прижимается вентральной поверхностью к субстрату, а затем, ощупывая субстрат гребешками, выпрямляя задние ноги и дугообразно выгибая тело, выводит сперматофор, имеющий довольно сложное строение (рис. 1). Отложив сперматофор, самец протаскивает над ним самку так, чтобы сперматофор оказался под ее половым

отверстием. В это время крышка полового отверстия самки открывается, а ее гребешки нащупывают сперматофор. Когда половое отверстие самки приходится над сперматофором, она резким движением вырывается от самца. В этот момент крышка цепляется за сперматофор, и два пакета спермы выдавливаются в преддверие матки. Остаток сперматофора самка съедает.

Таким образом, у скорпионов оплодотворение разбивается на два этапа: 1) выведение самцом сперматофора во внешнюю среду, на субстрат, и 2) поступление из него спермы в матку самки. Следовательно, у скорпионов оплодотворение наружно-внутреннее. Сложность и строения сперматофора и поведения спаривающихся скорпионов показывает, что у этих паукообразных наружно-внутреннее оплодотворение усложнилось в течение эволюции; это может быть поставлено в связь с относительно сухими условиями среды и крупными размерами животных. Сходно оплодотворение у Opisthophthalmus latimanus C. Koch (A. J. Alexander, 1956).



Рис. 1. Сперматофор Euscorpio (по F. Schaller, 1955)

Откладка самцами скорпионов сперматофоров наблюдалась Шуловым (A. Shulov, 1956) у других видов — Leiurus quinquesriatus (H. et E.) и Buthotus judaicus E. S. Шулов полагает, что сперматофор по своему строению является отпечатком так называемого параксиального органа. Вероятно, сперматофорное оплодотворение свойственно всем скорпионовым. Снодграсс (R. E. Snodgrass, 1952) считает, что скорпионы менее примитивны, чем жгутоногие; хотя по оплодотворению жгутоногих непосредственных наблюдений нет, косвенные данные показывают, что и у них оплодотворение наружно-внутреннее. Наблюдениями установлено, что у Thelyphonus самец, пятясь, тащит самку, как это имеет место у скорпионов и ложноскорпионов.

Для ложноскорпионов (Pseudoscorpiones) сперматофорное оплодотворение выделяемого мною «наружно-внутреннего» типа—с откладкой сперматофора на субстрат и последующим протаскиванием над ним самки (рис. 2) — описано довольно давно (H. W. Kew, 1912; M. Vachon, 1938). Сперматофоры у некоторых ложноскорпионов имеют простое строение, представляя капельку спермы на вершине простой ножки (например у Neobisium, H. W. Kew, 1930), а у некоторых (например у Chthonius, Chelifer, рис. 3) — более сложное строение (M. Vachon, 1938).

Таким образом, в трех отрядах наиболее тесно связанных с почвой примитивных наземных хелицеровых имеется наружно-внутреннее сперматофорное оплодотворение.

У сольпуг (Solifuga) наблюдается уже переход от непрямого переноса сперматофоров к введению самцом спермы в половые протоки самки. Наблюдалось, что самец Galeodes сперва выбрасывает сперму на землю, а затем собирает ее хелицерами, которыми и вводит сперму в половые протоки самки (L. Fage, 1948). Следы наружного оплодотворения в этом случае сохраняются (сперма выводится во внешнюю среду), но введение ее в половые протоки самки осуществляется самцом, как при типично внутреннем. Ревером (по A. Kaestner, 1933) изучены полости в хелицерах самцов, заполняемые спермой.

Внутреннее оплодотворение настоящих пауков (Araneina) легко понять как дальнейшую эволюцию по пути исключения пребывания спермы во внешней среде, связанную с приспособлением к жизни в воздушной среде, в условиях дефицита влаги. У Araneina, в отличие от сольпуг, сперма переносится педипальпами, имеющими у самцов специальные

претарзальные резервуары (у многих изменяется и тарзус, образуя цимбиум и гематодоху). У большинства видов пауков самец перед спариванием плетет маленькую плоскую паутину, на которую выпускает каплю спермы из генитального отверстия. Потом, подставляя под паутину вершину педипальпа, он втягивает в резервуар сперму (акт индукции спермы).

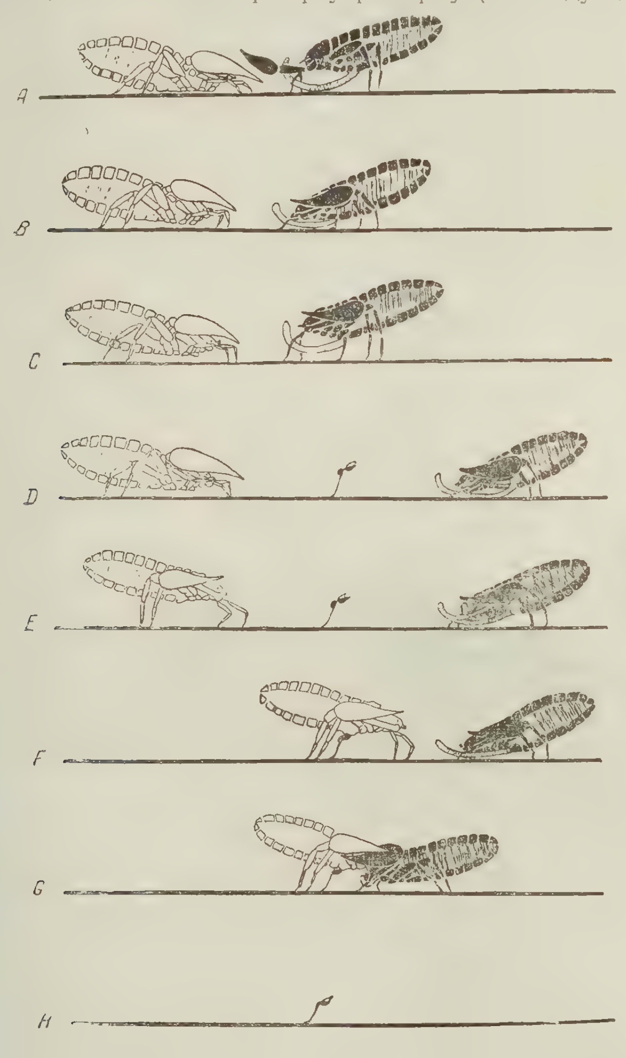


Рис. 2. Последовательные положения самца и самки (силуэт самца зачерчен) Chelifer (вид сбоку) при спаривании (*A—G*); *H* — сперматофор (*sp*) после использования его самкой (по M. Vachon, 1938)

При спаривании эмболии педипальпы самца вводятся в отверстие семеприемников самки и выбрасывают в них сперму. У некоторых пауков самец набирает сперму непосредственно в резервуар педипальпа из генитального отверстия (например у Segestria, по U. Gerhard und A. Kaestner, 1933), что является наиболее совершенным приспособлением к внутреннему оплодотворению у паукообразных, возникшему на основе наружно-внутреннего, свойственного почвенным формам.

У хелицеровых хорошо намечаются изменения характера оплодотворения при переходе к обитанию на суше, которые отражают экологический

аспект филогенеза подтипа. При водном образе жизни оплодотворение у предков паукообразных было наружным (как у мечехвостов). При переходе к жизни в почве, подстилке и сходных субстратах с высокой влажностью воздуха оно стало наружно-внутренним (как у скорпионов и ложноскорпионов). По мере приспособления к жизни в более сухих местностях при сохранении связи с почвой (как у сольпуг), или тем более при переходе к жизни вне укрытий (как у пауков) из процесса оплодотворения постепенно исключался этап, исторически сохранявшийся от наружного оплодотворения. В результате у наиболее приспособившихся к дефициту влаги в воздухе двулегочных пауков оно стало целиком внутренним. Понять происхождение внутреннего оплодотворения у пауков можно только, если рассматривать его как происшедшее от наружного оплодотворения водных форм через наружно-внутреннее оплодотворение почвенных.



Рис. 3. Строение сперматофора Chelifer (по M. Vachon, 1938)

Очень мало известно об оплодотворении сенокосцев. В учебной литературе всегда предполагается внутреннее оплодотворение сенокосцев, так как у них хорошо развит «совокупительный орган». Однако делать заключение о функции этого органа на основании аналогии с внешне сходными органами представителей далеких групп, как это иногда делают морфологи, крайне рискованно. Например, детальный разбор «совокупительного аппарата» у тизанур был проведен Э. Г. Беккером (1925) и Снодграссом (1938, 1952), описавшими penis щетинохвосток, тогда как оказалось, что у тизанур не бывает копуляции. Недавно В. Шилгавый проследил копуляцию и внутреннее оплодотворение у Platybunus triangularis Herbst. Однако этот автор, исходя из случаев несоразмерного строения penis у ряда сенокосцев, не считает возможным утверждать, что у всех Opilionoidea бывает копуляция (V. Šilhavý, Sekáči, Fauna CSR, 8, 1956). Поэтому преждевременно делать заключение о способе оплодотворения всех сенокосцев.

Своеобразную группу Arachnomorpha представляют клещи, обычно объединяемые в отряд Acarina, но, по мнению А. А. Захваткина (1952), включающие разнородные по происхождению группы, которые следует рассматривать как три самостоятельных отряда. Не вдаваясь в характеристику возможных филогенетических связей различных групп клещей, рассмотрим некоторые особенности оплодотворения представителей разных экологических групп.

У клещей, обитающих в почве и в сходных субстратах, в среде, где воздух насыщен водяными парами, установлено наружно-внутреннее сперматофорное оплодотворение, свойственное и другим группам хелицеровых, обитающих в подобных условиях. Наружно-внутреннее оплодотворение свойственно Oribatidae (F. Pauly, 1952, 1956; F. Schaller, 1954) и Trombiculidae (M. André, 1953; G. W. Byers, 1956; L. J. Lipovsky, G. W. Byers and E. H. Kardos, 1957). У Trombicula splendens Ewing и, по-видимому, у других клещей этих групп самцы откладывают на субстрат (поверхность частиц почвы и т. п.) булавовидные сперматофоры, похожие на плодовые тела плесневых грибов, за которые их, вероятно, нередко принимали. При откладке сперматофора самец сначала касается субстрата генитальной пластинкой. Липкое вещество, выделяемое из полового отверстия, прилипает к субстрату и при последующем подымании заднего конца тела вытягивается в нить сперматофора (обычно у этого вида бывают и дополнительные нити, рис. 4, *B*). При поднятом брюшке выводится сферически расширенный отдел сперматофора со спермой. Девственные самки, бегая по поверхности субстрата, на кото-

рый отложен сперматофор, встречают его, обследуют, а затем проходят над ним так, чтобы половое отверстие с разведенными в стороны генитальными пластинками оказалось над пузырьком со спермой; быстро прижимаясь к субстрату, они захватывают сперму.

Сходное оплодотворение и сходные сперматофоры наблюдаются и у других видов рода Trombicula, например у T. pallida (Nagayo). у орибатид, например у Belba geniculosa (рис. 4, *C*), у которых сперматофоры не имеют дополнительных нитей, оплодотворение протекает так же (F. Pauly, 1952).



Рис. 4. Сперматофоры, откладываемые на субстрат, разных связанных с почвой членистоногих

A — Dendrochernes, cyrneus, *B* — Trombicula, splendens, *C* —Belba, *D* — Orchesella, *E* — Campodea (по разным авторам, схематизировано)

Таким образом, у названных групп клещей — типичное наружно-внутреннее непрямое сперматофорное оплодотворение, протекающее без спаривания [3].

Половые продукты самцов выводятся во внешнюю среду независимо от наличия самок, как это бывает при наружном оплодотворении у некоторых массовых форм морских беспозвоночных.

У гамазоидных клещей (в объеме этой группы, принимаемом Н. Г. Брегетовой) можно проследить все переходы от свободного образа жизни к полупаразитическому и паразитическому. Свободно живущие и временные паразиты встречаются в почве, подстилке, растительных остатках, норах грызунов, гнездах птиц и т. п. Для гамазоидных (Gamasoidea) характерно сперматофорное оплодотворение, но сперматофоры переносятся к половому отверстию самки самцами с помощью хелицер. Клешневидные хелицеры самцов многих видов очень сильно видоизменяются в связи с выполнением этой функции — у родакарид, вейгайид, гемогамазид и др. Подвижный «палец» клешни хелицер сложно дифференцируется, образуя так называемый спермодактиль, строение которого определяется функцией переноса спермы (T. Willmann, 1951)[4].

[3] Сперма сохраняет жизнеспособность в отложенных сперматофорах в течение нескольких суток.

[4] Сперматофор Ornithodorus moubata Murray и механизм его переноса подробно описаны Робинсоном (G. G. Robinson, 1942).

Наконец, у самцов Ricinulei приспособлена для копуляции (превращена в гоноподии) III пара ходильных ног (Беклемишев, 1952). Внутреннее оплодотворение у иксодовых, ведущих эктопаразитический образ жизни, хорошо коррелирует с другими адаптациями к обитанию в условиях дефицита влаги в воздухе (развитие эпикутикулы, трахейной системы и т. д.).

Таким образом, в группе клещей можно проследить все переходы от наружно-внутреннего к внутреннему оплодотворению, отвечающие таким переходам у других паукообразных.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У МНОГОНОЖЕК

Представители классов многоножек — типично наземные (не водные) и очень тесно связанные с почвой членистоногие. Биология оплодотворения их изучена очень слабо и выяснена далеко не для всех групп.

Интересный способ оплодотворения был описан недавно для обитающих в почве, гнилой древесине и сходных влажных субстратах мелких

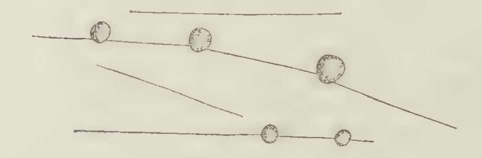


Рис. 5. Капли спермы на паутинных нитях Polyxenus lagurus (по K. Schömann und F. Schaller, 1954), схематизировано

Diplopoda-Pselaphognatha — Polyxenus lagurus L. (K. Schömann und F. Schaller, 1954). Их оплодотворение вполне подходит под категорию, выделяемую мной как «наружно-внутреннее оплодотворение». Самцы, двигаясь в промежутках между почвенными частицами, в период размножения выделяют паутиновые нити, натягивая их зигзагообразно. На одну из средних нитей зигзагообразного сплетения самец выпускает две-три капли не защищенной оболочками семенной жидкости (диаметр капли 65 μ). Самка, двигаясь по ходу и встречая натянутую нить, идет вдоль нее, пока не наткнется на капли спермы (рис. 5). Когда половое отверстие самки оказывается против капельки спермы, самка засасывает ее гонопором, после чего убегает. Натянутая паутинная нить служит для самки ориентиром при поисках спермы. Самцы же, встречая капли спермы, съедают их, после чего прокладывают рядом новые зигзаги нитей и откладывают на них капельки своей семенной жидкости. Этим достигается обновление спермы на нитях, гарантирующее оплодотворение и являющееся в то же время своеобразным способом половой конкуренции. В каплях семенной жидкости поликсенусов находятся бобовидные образования, в которых заключены спермии.

Аналогично оплодотворение у других Diplopoda-Pselaphognatha, например у Lophoproctus. Оплодотворение у Pselaphognatha происходит без спаривания, неизбирательно и может служить ярким примером непрямого наружно-внутреннего оплодотворения почвенных артропод. Отсутствие оболочки вокруг капли семенной жидкости у этих диплопод возможно только благодаря тому, что они обитают в почве, под корой и в других субстратах, где насыщенность воздуха водяными парами исключает высыхание спермы. Описываемый у Pselaphognatha «совокупительный орган» (Беклемишев, 1952; V. B. Wigglesworth, 1952), конечно, таковым не является и, по-видимому, приспособлен к помещению спермы на паутинку.

У способных к несколько более открытому образу жизни диплод пере-

нос спермы осуществляется с помощью конечностей. У полидесмид Strongylosoma и Polydesmus самец, приближая гоноподии VII сегмента к отверстиям семенных протоков на III сегменте, заполняет семенной жидкостью полость между телоподитами гоноподиев. Затем с помощью гоноподиев самец вводит сперму в семеприемники вульв самки (B. Seifert, 1932). У кивсяков (Juliformes) две пары гоноподиев на VII сегменте. У Nematophora гоноподиями могут быть как ноги второй пары VI, так и ноги первой пары VII сегментов, а у Colobognatha гоноподиями служат придатки второй пары VII и первой пары VIII сегментов [5]. Таким образом, к переносу спермы у высших диплопод приспособлены различные пары конечностей. Это косвенно свидетельствует о том, что внутреннее оплодотворение в пределах группы выработалось у разных представителей сходно, но независимо.

Подобный ход эволюции объясняется тем, что внутреннее оплодотворение диплопод развивалось на основе первичного более примитивного наружно-внутреннего.

Об оплодотворении у хилопод в новой сводной литературе нет никаких определенных указаний. На основании наличия органа, трактуемого как «penis», обычно допускается внутреннее оплодотворение (Кузнецов, 1951; E. Palmén and M. Rantala, 1954), хотя копуляция никогда никем не наблюдалась.

Однако в отношении геофиломорф — группы по характеру сегментации более примитивной (Беклемишев, 1952; Гиляров, 1948) и особенно тесно связанной с почвой — уже свыше 100 лет тому назад были сделаны точные наблюдения (Fabre, 1855), дословно приводимые Гриффитсом (A. B. Griffits, 1892): «Самец Geophilus плетет паутины, подобные паутине пауков, поперек ходов, которыми пользуется, и откладывает в центре каждой по сперматофору». Аналогия описанного наблюдения со значительно позже сделанными наблюдениями над оплодотворением других низших почвенных артропод, авторы которых не знали данных Фабра, не оставляет сомнений в его справедливости.

Очевидно, и у низших почвенных хилопод имеется типичное «наружно-внутреннее» оплодотворение.

Недавно выяснилось, что даже у Scutigera самец при спаривании откладывает на субстрат каплеобразный сперматофор, толкая на него самку, пока она не соприкоснется с ним генитальным отверстием (H. Klingel, 1956).

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У НАСЕКОМЫХ

Для насекомых характерно большое разнообразие способов оплодотворения, наблюдаемых в разных группах. Филогенетическая связь разных способов спаривания в литературе не освещена, и до сих пор происхождение, например, оплодотворения стрекоз кажется загадкой (Холодковский, 1927; Шванвич, 1949). Ниже я постараюсь показать эволюцию оплодотворения у насекомых, исходя из развитых мною представлений об экологических путях эволюции этой группы (Гиляров, 1949, 1957).

Понять эволюцию оплодотворения у насекомых оказалось возможным только после того, как были накоплены данные об оплодотворении связанных с почвой аптеригот. Еще недавно оплодотворение аптеригот было совсем неизвестно и о его особенностях делали неверные выводы на основании морфологических исследований в отрыве от экологических и физиологических данных. «Вдумывание» функций (по меткому выражению М. М. Воскобойникова, 1931) приводило даже очень тонких и компетентных исследователей к неверным выводам, как это упоминалось выше.

---

[5] Своеобразный тип спаривания у Blaniulus guttulatus описан Кюнкелем (H. Künkel, 1955).

Оплодотворение у Collembola

Недавно было показано, что у Collembola-Arthropleona — типично «наружно-внутреннее» (в развиваемом мною понимании) оплодотворение, происходящее без всякого спаривания[6]. Самцы через определенные интервалы откладывают многочисленные капельки семенной жидкости на стебельках (рис. 4, *D*). У Orchesella villosa один самец (рис. 6, *А*) может отложить до 300 таких примитивных сперматофоров (F. Schaller, 1952, 1953)[7], поверхность субстрата (почвы или стенки полости почвы) может быть усеяна ими. Активное захватывание сперматофоров самками (рис. 6, *В*) может происходить и в отсутствие самцов. Самцы же, хотя и откладывают в присутствии самки несколько больше сперматофоров, регулярно откладывают их и без самок. Таким образом, у ногохвосток этой группы явно выраженное непрямое оплодотворение. Захватывая половым отверстием сперматофор, самка выделяемой из полового отверстия жидкостью, вероятно, растворяет его оболочку. Самки не выбирают сперматофоров; оплодотворение обеспечивается большим количеством сперматофоров, встречаемых самками при беспорядочном движении по субстрату. Тенденция ногохвосток к массовым скоплениям (Мельниченко, 1931; W. M. Davies, 1932) в период размножения увеличивает вероятность непрямого наружно-внутреннего оплодотворения.

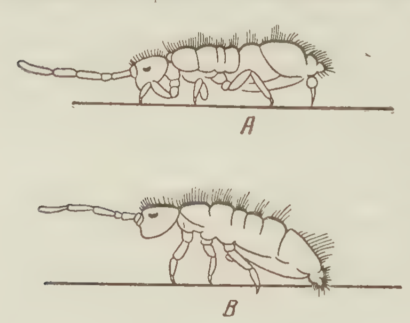


Рис. 6. Оплодотворение у Orchesella villosa

А — самец, откладывающий на субстрат сперматофор; *В* — самка, половым отверстием подбирающая с субстрата сперматофор (по F. Schaller, 1952)

У Collembola-Symphyplona наблюдается спаривание; для семейства Sminthuridae характерен даже половой диморфизм. Например, у самцов рода Sminthurides имеются хватательные антенны, которыми, как это было давно известно, самец хватает за антенны стоящую напротив него самку. Однако до последнего времени самый процесс оплодотворения Sminthuridae был не известен и лишь недавно выяснилось, что и у них сперматофорное оплодотворение. Хотя самцы сминтурид и откладывают на субстрат сперматофоры в отсутствие самок, их половая продукция при наличии самок резко возрастает, обычно в период размножения наблюдается спаривание (Sminthurus, Dicyrtomus, Allacma). У некоторых видов (Sminthurides aquaticus) оплодотворение протекает сходно с таковым у скорпионов и ложноскорпионов (H. Mayer, 1956).

Таким образом, в пределах систематически хорошо очерчиваемой группы Collembola ясно прослеживается переход от неизбирательного наружно-внутреннего оплодотворения с рассеиванием сперматофоров по субстрату в отсутствие самок (у теснее связанных с почвой форм) к наружно-внутреннему избирательному оплодотворению при спаривании (у выходящих из почвы форм).

Беспорядочное рассеивание сперматофоров, характерное для большинства ногохвосток, возможно только в среде, воздух в которой насыщен водяными парами (почва, гнилая древесина и другие сходные по физическим условиям субстраты).

---

[6] Высказывавшиеся ранее предположения о внутреннем оплодотворении ногохвосток (V. Willem, 1925; O. Strebel, 1932) и до этого подвергались сомнению (R. Stefani, 1953, и др.), так как у этих насекомых нет никаких копулятивных органов.

[7] Сходная откладка сперматофоров описана и для Orchesella cincta (D. Poggendorf, 1956). Подробно оплодотворение ногохвосток описано в статье Майера (H. Mayer, 1957), опубликованной после сдачи настоящей статьи в печать.

Оплодотворение у вилохвосток (Diplura)

Для вилохвосток, в частности для Campodea remyi Denis, также зарегистрировано непрямое перенесение спермы. По наблюдениям Шаллера (F. Schaller, 1954), самцы откладывают капли семенной жидкости сферической формы на стебельках (рис. 4, *E*), похожие на сперматофоры орибатоидных клещей и ногохвосток, но в кожистой оболочке, где заключена спиральная нить, облегчающая вскрытие сперматофора. При прикосновении к ним сперматофоры лопаются и из них выходят спермии, способные плавать в воде. Откладка сперматофоров происходит только в присутствии самок или вскоре после встречи с самкой. Прижимая брюшко к субстрату, самец выпускает клейкую каплю, а затем, поднимая брюшко, вытягивает стебелек сперматофора, увенчиваемый капелькой семенной жидкости (сходно с самцами таких ногохвосток, как орхезелла). Самцы охотно поедают встреченные сперматофоры, откладывая вместо них новые (как у клещей, поликсенид и ногохвосток). Самки в присутствии самцов или при наличии отложенных сперматофоров становятся очень подвижными, что и обеспечивает их встречу со сперматофором. Как и у низших ногохвосток, перенос спермы у вилохвостки осуществляется без контакта самца и самки (неизбирательное оплодотворение), но в период размножения наблюдаются скопления вилохвосток на небольшом пространстве, что повышает вероятность отыскания самками сперматофоров.

Следовательно, и для таких типично почвенных насекомых, как Campodea характерно типичное наружно-внутренее оплодотворение [8].

Оплодотворение у щетинохвосток (Thysanura)

Тизануры — отряд первичнобескрылых насекомых, наиболее близких к Pterygota. У самцов тизанур развиты наружные половые придатки (Беккер, 1925; R. E. Snodgrass, 1952), гомологизируемые с таковыми высших

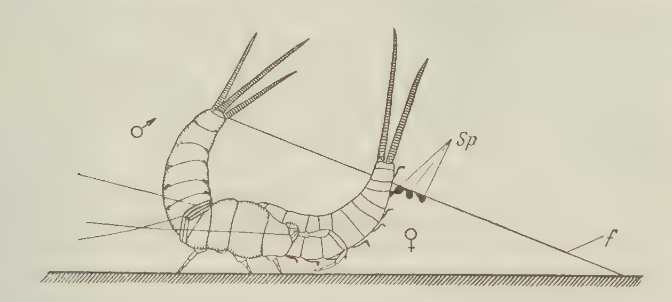


Рис. 7. Спаривание Machilis germanica (вид сбоку)
f — натянутая самцом паутиновая нить, *sp* — капли спермы на ней (по H. Sturm, 1956)

насекомых, что и давало повод предполагать обычное внутреннее оплодотворение с копуляцией. Однако точные исследования последних лет показали, что у них имеет место не внутреннее, а наружно-внутреннее оплодотворение (как я его определяю).

У Machilidae (Machilis germanica Janetsch.) оплодотворение протекает следующим образом. Встретившись с самкой, самец, отступая от нее, прикрепляет к субстрату нить, выделяемую из полового отверстия. Прикрепив нить, самец, отталкивая самку и подняв брюшко, вытягивает нить, на которой повисают капельки семенной жидкости (рис. 7). Самка

---

[8] Предположительное указание Стаха (J. Stach, 1955) на копуляцию у Diplura ошибочно.

становится параллельно нити, а самец щупиком трет по нити под половым отверстием самки, собирает щупиком сперму и, наконец, проводя щупиком между половым отверстием и яйцекладом самки, обеспечивает оплодотворение. В конце спаривания нить рвется. У другого вида — Lepismachillis y-signata Kratochv. оплодотворение происходит сходно, но на нити повисает лишь одна капля спермы, которую самец переносит к половому отверстию самки не щупиком, а хвостовой нитью (F. Schaller, 1952).

У чешуйниц (Lepismatidae) оплодотворение, исследованное недавно Штурмом (H. Sturm, 1956), идет несколько иначе. При спаривании чешуйниц (Lepisma saccharina L.) самец во время «игры» откладывает на стенку хода, в котором происходит спаривание, сперматофор, имеющий

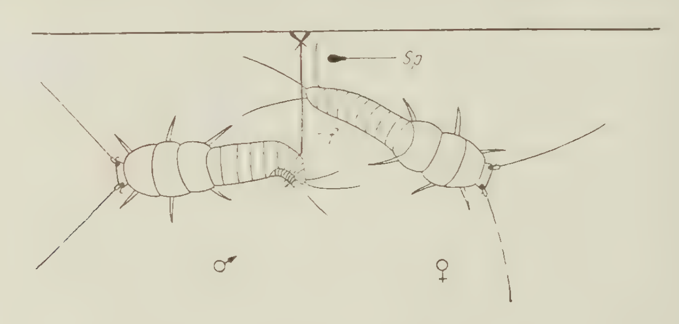


Рис. 8. Спаривание Lepisma saccharina (вид сверху)
f — нить, натянутая самцом от стенки хода, *sp* — сперматофор на дне хода (по H. Sturm, 1956)

обратно-грушевидную форму, а кроме того, выделяет нити идущие по дну и от стенки ко дну хода (рис. 8). Самка, встречая протянутые самцом нити, нащупывает яйцекладом отложенный сперматофор и яйцекладом же срывает его.

Сперматофор у чешуйницы состоит из разветвленного на конце канала со спермой и окружающего этот канал гиалинового секрета.

Откладка самцами сперматофоров и захватывание их самками отмечалось и у Thermobia domestica (G. J. Spencer, 1938; H. L. Sweetmann, 1938).

Таким образом, если у Machilidae нить, выделяемая самцом, представляет место для подвешивания капель спермы, то у Lepismatidae она выполняет только сигнальную функцию в процессе оплодотворения. У чешуйниц оплодотворение непрямое наружно-внутреннее, а у махилид оно сходно с тем типом, который характерен для многих пауков, выпускающих сперму на паутинку и затем переносящих ее к половому отверстию самки с помощью конечностей, не связанных непосредственно с половым сегментом.

Филогенетическое значение оплодотворения Apterygota

Подводя итоги имеющимся сведениям по оплодотворению первично бескрылых насекомых, можно заключить, что для всех групп Apterygota характерно наружно-внутреннее оплодотворение, свойственное и низшим представителям других классов наземных членистоногих. Такой способ оплодотворения возможен только для форм, обитающих в почве и в сходных по физическим условиям субстратах, так как режим влажности почвы обеспечивает возможность пребывания спермы в течение более или менее длительного времени вне организма без быстрого ее высыхания. Общей закономерностью является то, что сперма, заключенная в полупроницаемую оболочку сперматофора, или в виде свободных капель семенной жидкости, помещается не непосредственно на субстрат, на частицы почвы.

и т. п., а подвешивается на паутинных нитях или на стебельках сперматофоров. Этим достигается то, что сперма не растекается, не всасывается почвой и не заражается микроорганизмами, что было бы неизбежно при непосредственном контакте спермы с частицами почвы.

Распространение такого непрямого сперматофорного наружно-внутреннего оплодотворения именно у почвенных и связанных с почвой групп членистоногих показывает, во-первых, примитивность этого способа оплодотворения для перешедших к жизни на суше (вне воды) членистоногих, в том числе и насекомых, а во-вторых, несомненную связь его с наружным оплодотворением водных анцестральных форм Articulata. Характер оплодотворения аптеригот и других связанных с почвой низших членистоногих подтверждает ранее обоснованный другими данными тезис автора о том, что почва как среда обитания имеет промежуточный характер между водной средой и поверхностью суши (Гиляров, 1944, 1948а, 1949).

Характер наружно-внутреннего оплодотворения членистоногих зависит не только от физических свойств среды, но и от численности особей вида той или иной группы. У скрыто живущих обитателей почвы и сходных субстратов, при большой численности особей в местах обитания или при их концентрации в период размножения, оплодотворение неизбирательное, с оставлением спермы во внешней среде на неопределенный, довольно долгий, срок как в виде капелек (Polyxenus), так и в виде сперматофоров (Trombiculidae, Oribatidae, Collembola-Arthropleona). В случае меньшей численности особей при обитании в таких же условиях наблюдается спаривание и избирательное оплодотворение — только намечаемое у Campodea, обеспечиваемое сложным поведением у Thysanura.

Переход к жизни в несколько более сухих, хотя и близких к типично почвенным условиях (в подстилке и т. п.) также требует сокращения пребывания спермы во внешней среде, что ведет (при сохранении общего принципа наружно-внутреннего оплодотворения) к сложным формам поведения при спаривании, обеспечивающим быстрейшее попадание отложенной спермы в половые протоки самки (скорпионы, подуры и др.). С переходом к жизни в воздушной среде наружно-внутреннее оплодотворение, особенно не избирательное, становится невозможным. У многоножек и паукообразных, у которых связь с почвой по мере приспособления к наземному образу жизни ослабевает или утрачивается, наблюдается тенденция к выработке внутреннего оплодотворения.

Высшие крылатые насекомые — Pterygota — характеризуются тем, что у них именно взрослая, размножающаяся стадия обитает и активно передвигается в воздушной среде, в условиях дефицита влаги, способствующих быстрому ее испарению (у многих насекомых и самый процесс спаривания осуществляется при полете). Такие условия жизни имагинальной стадии Pterygota исключают возможность наружно-внутреннего оплодотворения, свойственного Apterygota и другим низшим наземным Arthropoda. У крылатых насекомых (Pterygota) вырабатывается внутреннее оплодотворение, достигаемое в разных группах разными путями и, несомненно, филогенетически связанное с наружно-внутренним оплодотворением, что легко проследить у более примитивных представителей и Hemimetabola и Holometabola.

Отсутствие в литературе представлений об эволюции оплодотворения у насекомых объясняется, по моему мнению, во-первых, тем, что до самых последних лет не было известно, как осуществляется оплодотворение у Apterygota, а во-вторых, тем, что исследователи этого вопроса не понимали принципиального экологического отличия почвы и других сред обитания Apterygota от воздушной среды, с которой всегда первично связаны половозрелые Insecta-Pterygota.

Недостаточный анализ этих особенностей сказывается и в заключении Шаллера, пришедшего, на основании своих интересных наблюдений над оплодотворением Apterygota, к выводу, что «...биология размножения ука-

зывает на явно уклоняющееся положение Apterygota в системе насекомых» (F. Schaller, 1952). Видя отличия, этот автор не нашел общего в филогенезе оплодотворения Apterygota и Pterygota. Ниже будет показано, что филогенетическая преемственность наружно-внутреннего оплодотворения Apterygota и внутреннего оплодотворения Pterygota легко прослеживается. Связь же Thysanura и Pterygota не отрицалась даже Хандлиршем (A. Handlirsch, 1925), старавшимся доказать отсутствие свидетельств происхождения крылатых насекомых от первичнобескрылых, а в новейшее время эта связь может считаться доказанной (Гиляров, 1949; Шаров, 1953).

Оплодотворение у высших насекомых (Pterygota)

Оплодотворение таракановых и близких групп

Оплодотворение таракановых (Blattoidea) и близких отрядов. Среди крылатых насекомых таракановые представляют одну из древнейших групп (известны с карбона) и сохранили много примитивных черт (Бей-Биенко, 1950). Сравнительно недавно (J. Zabinski, 1933) было от-



Рис. 9. Сперматофоры Blattoidea

A — разрез сперматофора Periplaneta orientalis (по J. Zabinski, 1933), *B* — Blattella germanica (по Khalifa, 1950)

крыто, что у таракановых (Periplaneta, Blatta) имеются сперматофоры (у Blatta они грушевидные, как и у Lepismatidae, величиной с булавочную головку), которые, попадая между створками яйцеклада самки, деформируются (рис. 9). Самец при спаривании подлезает под самку (у Blatella germanica), которая при этом быстро снимает (по-видимому, яйцекладом) сперматофор с половых придатков самца, как подбирает сперматофор с субстрата самка чешуйницы. В новейшее время сперматофорное оплодотворение у разных видов таракановых было повторно исследовано и подтверждено (P. D. Gupta, 1947; A. Khalifa, 1949). Некоторые авторы называют сперматофор таракановых сперматекой (M. L. Valcurone, 1957).

У близких к таракановым богомолов (Mantoidea) при длительно продолжающейся копуляции самец откладывает у основания яйцеклада самки капсулевидный сперматофор (L. Chopard, 1949). Аналогично происходит помещение маленького шаровидного сперматофора при спаривании у палочников (Phasmoidea) (L. Chopard, 1934, 1949).

Оплодотворение прыгающих прямокрылых (Orthoptera-Saltatoria)

Сперматофорное оплодотворение у сверчков (Grylloidea) было известно уже более 100 лет тому назад (M. C. Lespés, 1855). В формирующемся до спаривания сперматофоре сверчковых можно различить гиалиновый «флакон» (по терминологии В. Ф. Болдырева, 1914) — яйцевидный пузырек с семенной жидкостью, заканчивающийся вытянутым каналом

(рис. 10). Во время спаривания после переноса сперматофора половыми придатками самца к половому отверстию самки семенная жидкость изливается из него в половые протоки самки. Условия принятия сперматофора

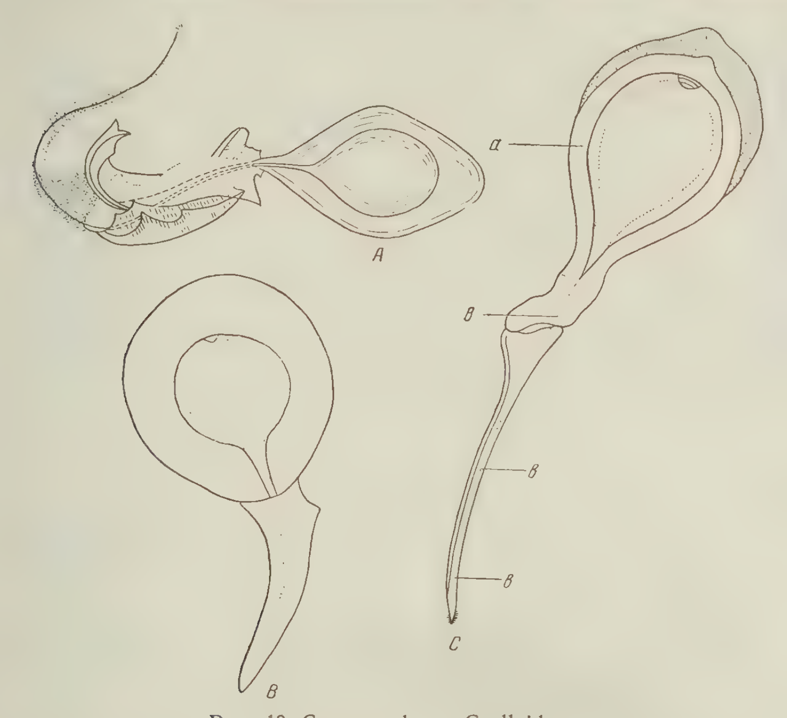


Рис. 10. Сперматофоры Grylloidea

A — Gryllus campestris L. (по Cousin из L. Chopard, 1949), *B* — Arachnocephalus vestitus Costa (по В. Ф. Болдыреву, 1914), *C* — Oecanthus pellucens Scop. (по В. Ф. Болдыреву, 1914); *a* — полость флакона, *b* — выводной канал

самкой (снизу) напоминают условия, наблюдаемые у аптеригот. После спаривания остаток сперматофора съедается самкой.

У кузнечиков (Locustoidea) сперматофоры (рис. 11) крупнее и формируются они во время полового акта. Самец in copula тоже находится

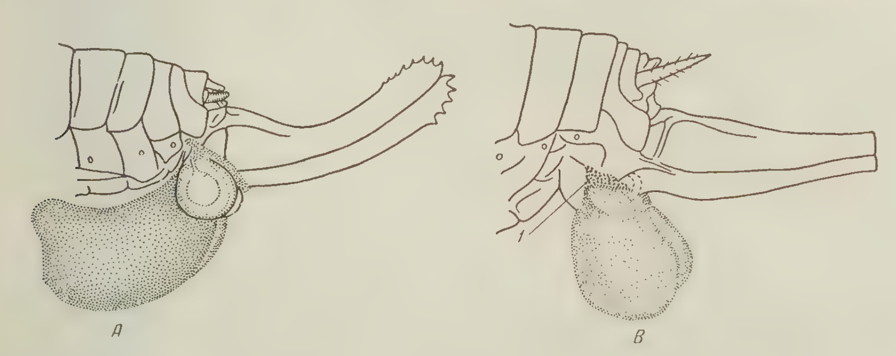


Рис. 11. Конец брюшка оплодотворенных самок кузнечиков со сперматофорами

A — Isophya acuminata Brun., *B* — Olinthoscelis indistincta Bol. (по В. Ф. Болдыреву, 1914)

под брюшной поверхностью самки. Прикрепляемый к половым протокам самки сперматофор защищен у кузнечиков специальной вязкой массой — сперматофилаксом, в первую очередь поедаемым самкой после спарива-

ния. При поедании сперматофилакса сперма выдавливается из сперматофора в половые пути самки. Интересно, что у Stenopelmatidae — группы кузнечиков, наиболее связанных с почвой (Гиляров, 1949) и во многих отношениях примитивной, в характере сперматофорного оплодотворения много общего со сверчковыми. У них характер «ухаживания», положение при спаривании, строение церков, наличие непарной полости в флаконе сперматофора сходны со сверчковыми, но имеется сперматофилакс, как у всех кузнечиковых. Строение сперматофоров Tachycines показывает общность происхождения сперматофоров у сверчковых и кузнечиковых.

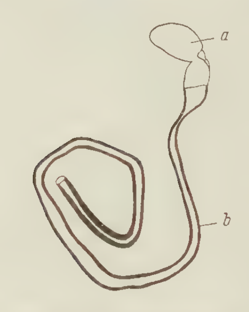


Рис. 12. Сперматофор Locusta migratoria L. *a* — резервуар, *b* — трубчатая часть (по В. Ф. Болдыреву, 1929)

У саранчовых (Acridoidea) наличие сперматофоров стало известно лишь в 20-х годах. Герхардт (U. Gerhardt, 1913) отмечал, что для Acrididae, как и для Phasmidae и Blattidae, сперматофоры неизвестны. В. Ф. Болдырев (1914) считал, что нет основания не допускать их наличие у этих групп (и оказался прав!). В 1925 г. С. А. Иванова описала сперматофоры у азиатской саранчи, а В. Ф. Болдырев (1929) подтвердил наличие сперматофоров и для других видов саранчовых разных подсемейств (рис. 12). У саранчовых сперматофоры мельче, чем у Ensifera, и образуются во время длительного полового акта. И у них сперматофоры подводятся к половому отверстию самки снизу, т. е. сохраняется такое же положение тела самки относительно сперматофора, как у аптеригот.

У Tetrigidae округлый сперматофор вводится во время короткого полового акта в семеприемник самки и остается там 2—4 дня, после чего его оболочка выводится через половое отверстие. У Catantopinae сперматофоры в виде баллона с трубочкой вводятся в половые протоки самки только трубчатым отделом и быстро опорожняются при коротком спаривании под давлением мышц копулятивного аппарата. У Acridinae и Oedipodinae при длительном спаривании в семеприемник вводится только трубчатая часть кобловидного сперматофора; резервуар остается в совокупительном органе самца, давлением мышц которого сперма выдавливается в семеприемник. Особенности оплодотворения отражают специфику систематического положения саранчовых (Бей-Биенко и Мищенко, 1951).

Таким образом, в пределах Saltatoria у более примитивных Ensifera сперматофоры прикрепляются к половым протокам самки снаружи, и их содержимое выдавливается в половые пути самки после оплодотворения, это — явные следы наружно-внутреннего оплодотворения, — а у Acridoidea либо весь сперматофор во время полового акта вводится в половые протоки самки, либо во время полового акта из сперматофора, находящегося в половых протоках самца, сперма выжимается в половые протоки самки, т. е. при сохранении сперматофора оплодотворение становится по сути дела внутренним (физиологически внутренним).

Оплодотворение в других группах Hemimetabola

У веснянок (Plecoptera) спаривание происходит на поверхности почвы, положение партнеров при копуляции сходно с таковым у саранчовых, но, по-видимому, сперматофоры отсутствуют (J. Illies, 1955).

Оплодотворение у эмбий (Embiodea) было поверхностно описано для Embia ramburi Фридериксом (K. Friederichs, 1934), подозревавшим наличие у них сперматофора. Специальное исследование, проведенное Стефани (R. Stefani, 1953), показало, что у них во время полового акта между половыми отверстиями самца и самки образуется слизистый мостик из выделений добавочных желез самца, застывающих в месте соприкос-

новения с воздухом в виде сперматофора, а правильнее, по терминологии Н. А. Холодковского (1910), принимаемой и Стефани,— в виде сперматофрагмы. Совокупительного органа у эмбий нет, но оплодотворение у них физиологически внутреннее — сперматозоиды по слизистому мостику переходят из половых протоков самца в половые протоки самки (R. Stefani, 1953).



Рис. 13. Внутренний сперматофор Rhodinius prolixus St. (по A. Khalifa, 1950)

У термитов внутреннее оплодотворение без сперматофоров. Правда, у некоторых высших термитов (Reticulitermes lucifugus) Юччи описал сперматофоры, но такой знаток этой группы, как Грассе, анализируя его данные, отрицает за указанными образованиями значение сперматофоров; во всяком случае и сам Юччи рассматривает их как вторичные образования (P.-P. Grassé, 1949; C. Jucci and A. Springhetti, 1952).

У копеогнатоидных известны сперматофоры. Специфические сперматофоры известны для сеноедов (Finlayson, 1949, по A. Badonnel, 1951), для пухоедов (A. Khalifa, 1949) и предполагаются последним автором для вшей.

Из Paraneoptera внутреннее оплодотворение достигает в большинстве случаев высокого совершенства у Rhynchota благодаря сложной дифференцировке копулятивного аппарата, и семенная жидкость вводится в половые протоки самки без сперматофоров; но у некоторых форм сохраняются при внутреннем оплодотворении сперматофоры [например, у хермесов, по Н. А. Холодковскому, 1927; у клопа Rhodnius prolixus (рис. 13), по A. Khalifa, 1950]. У трипсов (Thysanoptera) сперматофоров нет.

Оплодотворение у древнекрылых — поденок и стрекоз

Оплодотворение у поденок (Agnatha) в деталях до сих пор еще плохо известно. Спаривание происходит в воздухе, оплодотворение внутреннее, причем выводные протоки самок и совокупительные органы самцов парные, что представляет исключение среди насекомых и принципиально отлично от остальных Pterygota. Положение партнеров при спаривании характерное для низших птеригот — самки над самцом, как у сперматофорнооплодотворяемых прямокрылых, но сперматофоры у поденок не отмечены. Очень своеобразно протекает оплодотворение в другом отряде древнекрылых — у стрекоз (Odonata), исследованное еще Реомюром. Спаривание происходит на лету. Перед оплодотворением самец переносит сперму (по A. D. Imms, 1951, L. Chopard, 1949, у стрекоз есть сперматофор) из генитального отверстия в резервуар особого копулятивного аппарата, находящегося на II—III вентритах брюшка. При совместном полете схваченная самцом самка пригибает брюшко к совокупительному органу самца и самец вводит сперматофор в ее половое отверстие. По-видимому, внутреннее оплодотворение стрекоз произошло на основе такого наружно-внутреннего оплодотворения, при котором самец откладывал сперматофор на поверхность своего тела, после чего самка снимала его половыми придатками.

Во всяком случае характер оплодотворения у Palaeoptera показывает, что оба отряда — и поденки и стрекозы — отличаются в этом отношении от остальных крылатых насекомых, типы оплодотворения которых укладываются в ряд от наружно-внутреннего сперматофорного, свойственного аптериготам, к типично внутреннему. Характер оплодотворения Palaeoptera подтверждает справедливость проведенного А. В. Мартыновым противопоставления этой, по-видимому, гетерогенной группы, остальным птериготам.

Оплодотворение у насекомых с полным превращением (Holometabola)

По совокупности многих признаков среди Holometabola наиболее примитивны представители комплекса нейроптероидных (Neuropteroidea). Чрезвычайно интересно, что в комплексе нейроптероидных имеет место сперматофорное оплодотворение, во многом напоминающее оплодотворение Orthoptera — Ensifera.

В отряде Megaloptera (вислокрылки) спаривание детально прослежено для Sialis lutaria L. (A. M. Du Bois und R. Geigy, 1935). Спаривание этих вислокрылок всегда происходит на земле. Подползая под самку, самец отыскивает придатком VIII сегмента конец брюшка самки

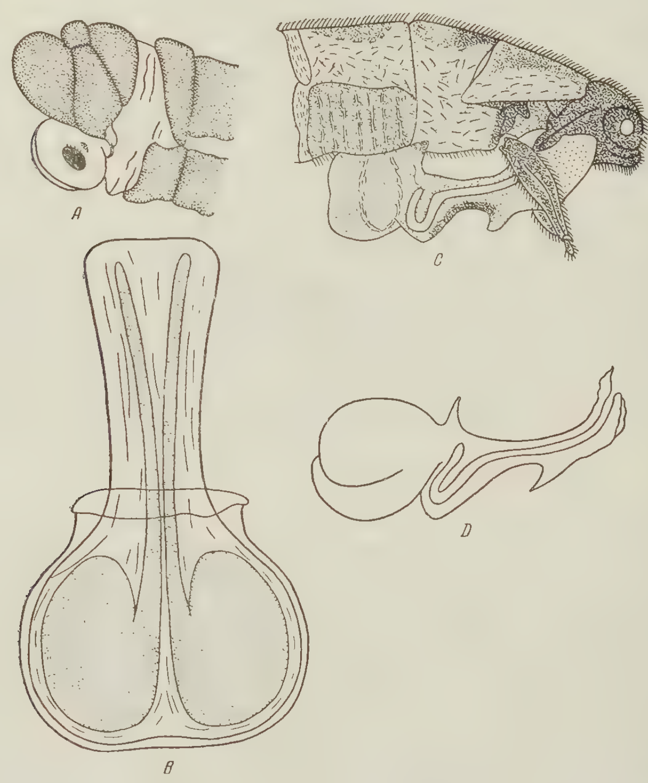


Рис. 14. *A* — конец брюшка самки Sialis lutaria L. с прикрепленным сперматофором (*sp.*) (по A. M. Du Bois und R. Geigy, 1935, схематизировано), *B* — сперматофор S. lutaria (по A. Khalifa, 1949), *C* — конец брюшка самки Osmylus chrysops L. с прикрепленным сперматофором, *D* — сперматофор O. chrysops (по K. David, 1936)

и выпускает крупный двураздельный сперматофор. Самка сама активно захватывает сперматофор (рис. 14, *A*, *B*) в совокупительную сумку (у самцов Sialis нет совокупительного органа). При спаривании в сущности нет настоящего внутреннего оплодотворения — самец только прикладывает или прилепляет сперматофор к совокупительной сумке самки. После спаривания самка, как и у кузнечиковых, разгрызает мандибулами сперматофор, съедая его остаток. Сдавливание сперматофора челюстями, очевидно, способствует выжиманию из него семенной жидкости в совокупительную сумку. Примитивность оплодотворения Sialis проявляется и в том, что нередко к копулирующей паре подлетают другие самцы и при-

крепляют свои сперматофоры где попало к поверхности брюшка самки (как у перипатусов или у пиявок).

У настоящих сетчатокрылых (Neuroptera-Planipennia) оплодотворение протекает в большинстве случаев сходно [9].

У Osmylidae самцы мало подвижны, самки привлекаются пахучими железами самца, спокойно сидящего на каком-либо субстрате. Подлетая, самка ощупывает антеннами и пальпами пахучие железы самца. В это время самец схватывает ее, загибает кверху свое брюшко и при соприкосновении его конца с задним концом брюшка самки выпускает крупный сперматофор (рис. 14, *C*, *D*), который самка захватывает вальвами. Остаток сперматофора самка съедает (C. L. Withicombe, 1922, 1924). По Давиду (K. David, 1936), у Osmylus chrysops в сперматофоре есть сперматофилакс — специально предназначенный для поедания самкой отдел, подобно описанному В. Ф. Болдыревым для кузнечиков. Настоящего совокупления у Osmylus нет, спаривающиеся особи только касаются друг друга половыми отверстиями.

У Sisyridae при спаривании самец откладывает на брюшко самки возле ее полового отверстия сперматофор меньших размеров, чем у Osmylus chrysops. Остаток сперматофора самка Sisyra тоже съедает. У Mantispidae, по наблюдениям В. Ф. Болдырева (1914) над Mantispa perla, оплодотворение тоже сперматофорное. Сперматофоры у этого вида заметны на конце брюшка самки после копуляции в виде округлого беловатого комочка; остаток сперматофора самка удаляет челюстями. Таким образом, для осмилоидных сетчатокрылых характерно сперматофорное оплодотворение примитивного типа, во многом сходное с оплодотворением Orthoptera — Ensifera.

У Chrysopidae (златоглазки) оплодотворение происходит также с помощью сперматофора, остаток которого съедается самкой. У Notochrysa сперматофорообразная масса хорошо заметна после спаривания на VI—VII брюшных сегментах самки. Имеются ли сперматофоры у верблюдок (Raphidioptera), не выяснено.

Как уже указывалось, характерной чертой имагинальной стадии птеригот является высокая степень приспособленности к жизни в воздушной среде, в условиях дифицита влаги. У высших Holometabola оплодотворение физиологически бывает всегда внутренним — сперма вводится самцом непосредственно в половые протоки самки, благодаря прогрессивному развитию копулятивного органа самца (aedoeagus). При внутреннем оплодотворении высших птеригот сперматофоры могут либо сохраняться, либо отсутствовать. Так, в пределах отряда жуков (Coleoptera) сперматофоры имеются, например, у плавунца (Dytiscus marginalis, по H. Blunck, 1912), у хрущей (Phyllopertha horticola, Amphimallon solstitialis, Anomala aenea, по K. Rittershaus, 1927). У других же очень детально изученных объектов, например у Tenebrio molitor, сперматофоры определенно отсутствуют (A. Khalifa, 1949).

Сходная ситуация наблюдается в отряде перепончатокрылых (Hymenoptera). Так, давно известно сперматофорное оплодотворение у медоносной пчелы (сперматофоры внутренние). Халифа (1949) недавно показал наличие сперматофоров у Pimpla instigator F. (рис. 15, *D*); он же установил, что у большинства перепончатокрылых сперматофоров нет, в частности, их определенно нет у Athalia lineolata. Среди мекоптероидов (рис. 15, *A* — *C*) сперматофоры свойственны чешуекрылым (Lepidoptera), по В. Э. Петерсену (1907—1908), не указаны для скорпионниц (Mecoptera), а в отряде ручейников (Trichoptera), как недавно показал Халифа

---

[9] Уизикам (C. L. Withicombe, 1924) считает, что у Coniopterygidae нет сперматофоров. Неизвестно, имеются ли сперматофоры у Ithonidae. Тильярд (R. J. Tilliard, 1922), описывая спаривание Ithone fusca, не указывает на наличие у них сперматофоров, но описанный им процесс спаривания не исключает этой возможности.

(1949), у представителей одних семейств они имеются (например из Sericostomatidae у Silo nigricornis Pictet, у Sericostoma personatum Spence, из Molannidae — у Molanna angustata Curtis, из Limnophilidae — у Limnophilus politus Mc. Lach., Anabolia nervosa Curtis), а у других могут отсутствовать, и сперма свободно вводится в половые протоки самки из ductus ejaculatorius самца (например из Polycentropidae у Polycentrotus flavomaculatus Pict., Cyrnus trimaculatus Curt., из Leptoceridae — у Mystacides nigra L., M. azurea L., из Psychomyidae — у Tinodes waeneri L.), хотя еще недавно считалось, что у всех ручейников сперматофоров нет.

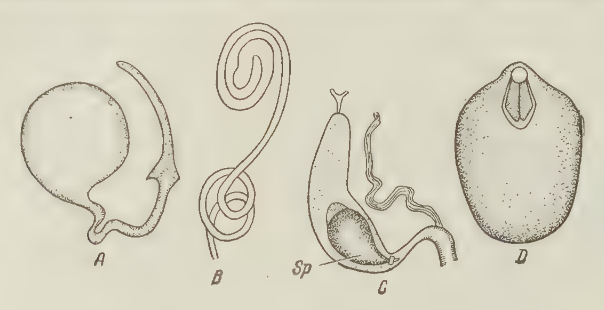


Рис. 15. Внутренние сперматофоры Holometabola

A, B — Lepidoptera (из Bourgogne, 1951) (*A* — Ephestia cautella, *B* — Catocala amatrix), *C* — Trichoptera (Molanna angustata), *sp* — сперматофор в совокупительной сумке (по A. Khalifa, 1949), *D* — Hymenoptera (Pimpla instigator) (по A. Khalifa, 1949)

Для отряда двукрылых (Diptera) — группы с очень дифференцированным совокупительным аппаратом — сперматофоры долгое время были неизвестны, и предполагалось, что у всех представителей отряда сперма вводится свободно. Однако для Culicoides nubeculosus Б. И. Померанцев (1932) показал наличие внутреннего сперматофора.

ОБЩЕЕ НАПРАВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИИ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ У НАСЕКОМЫХ

Приведенные материалы позволяют понять эволюцию оплодотворения у насекомых. У предков насекомых и у древних бескрылых насекомых (Protohexapoda) можно предполагать наружно-внутреннее оплодотворение с откладкой сперматофоров или капель спермы на нитях, подбираемых затем самками, как это имеет место у аптеригот и других низших почвенных членистоногих. В простейшем случае это могло происходить неизбирательно, как у Campodea или у Collembola — Arthropleona.

Переход к жизни в более сухих местах, в подстилке и особенно выходы имагинальной стадии на поверхность из укрытий привели к спариванию и выработке более сложного поведения, обеспечивающего сокращение пребывания спермы во внешней среде. В более простых случаях это достигалось путем активного наведения самки на сперматофор (как у современных чешуйниц и подур), либо даже путем активного нанесения самцом отложенной на субстрат спермы на половое отверстие самки (как это происходит у современных махилид, у которых представители разных групп пользуются для этого разными придатками).

С переходом имагинальной стадии к жизни вне укрытий, к жизни в воздушной среде у предков крылатых насекомых (Protopterygota) развились на базе наружно-внутреннего оплодотворения такие способы оплодотворения, которые привели к дальнейшему сокращению пребывания спермы во внешней среде. Уже в этот период произошла, вероятно, дивергенция приспособлений, обеспечивающих переход к разным способам внутреннего оплодотворения. У одних форм самцы предварительно откладывали сперматофоры на поверхность своих покровов или в углубления покровов, откуда самки захватывали их своими половыми придатками —

путь эволюции, приведший к такому специфическому способу оплодотворения, как у стрекоз. Размножение других групп шло по пути более или менее однотипного сперматофорного оплодотворения, при котором поведение самцов было направлено на подведение сперматофора в момент его откладки к половому отверстию самки, а самок — к захватыванию сперматофора половыми придатками в момент его выхода из полового отверстия самца. У всех более примитивных форм сперматофор подводится к половому отверстию самки снизу (снизу от брюшка самки находятся сперматофоры аптеригот и других низших наземных членистоногих при наружно-внутреннем оплодотворении).

Сложное поведение имагинальной стадии, связанное со спариванием и оплодотворением и свойственное многим группам низших Pterygota, выработалось как приспособление к синхронизации действий самца и самки, направленное на сокращение пребывания сперматофора в условиях дефицита влажности в воздушной среде [10]. Поэтому эволюция оплодотворения была тесно связана с эволюцией поведения, эволюцией нервной системы.

Вероятно, вначале у низших крылатых насекомых оплодотворение сохраняло следы наружно-внутреннего — сперматофор прикреплялся самцом к брюшку самки снаружи; это наблюдается теперь как у низших Hemimetabola (Orthoptera-Ensifera), так и у низших Holometabola (Neureptoroidea). Исключительное сходство и строения их сперматофоров и поведения при оплодотворении говорит о том, что между Hemimetabola и Holometabola нет непроходимой пропасти; анализ особенностей их онтогенеза (Гиляров, 1957) показывает, что характер оплодотворения в обеих группах выработался в результате эволюции от общих предков (Protopterygota). Дальнейшая эволюция оплодотворения Pterygota-Neoptera шла в направлении полного исключения пребывания спермы во внешней среде, вне организмов спаривающихся особей. Сперматофоры при этом, если и сохраняются, то проходят непосредственно из половых протоков самца в половые протоки самки. В тех отрядах, представителям которых при внутреннем оплодотворении свойственно как наличие, так и отсутствие сперматофоров, сперматофоры чаще встречаются в более примитивных семействах, что указывает на вторичный характер внутреннего оплодотворения без сперматофоров. Функции частей сперматофоров, если они сохраняются при физиологически совершенно внутреннем оплодотворении, бывают различны. Часто желатинозная часть капсулы сперматофора закупоривает после оплодотворения половое отверстие самки [11].

Возможность вторичных изменений внутреннего оплодотворения доказывают и такие примеры, как оплодотворение Embia ramburi (см. выше) и особенно пример постельного клопа (Cimex lectularius). У постельного клопа самец копулятивным органом вводит сперму не в половое отверстие самки, а в особую ямку между IV и V вентритами (в так называемый «орган Рибага»). Сперматозоиды из этого органа активно проникают через покровы и по полости тела мигрируют к яичникам и к семеприемнику. Таким образом, у постельного клопа вторично выработался способ оплодотворения, напоминающий таковой первичнотрахейных (см. ниже).

---

[10] В тех группах высших насекомых, которые характеризуются прогрессивным развитием копулятивных органов самцов (двукрылые, жуки, чешуекрылые, клопы) такого сложного поведения при спаривании может и не быть — строение копулятивного органа самцов обеспечивает попадание сперматозоидов в половые протоки самки. Интересно, что в таких группах сперматофоры сохраняются, как правило, у представителей более примитивных семейств.

[11] У некоторых бабочек добавочные железы самцов выделяют застывающую слизь, залепляющую половое отверстие самки снаружи. Получается похожее на наружный сперматофор образование, так называемая сфрагма (у папилионид и у нимфалид).

Сравнение способов оплодотворения в разных группах насекомых и его экологическая трактовка показывают, что исходным было наружно-внутреннее оплодотворение, с которым легко связываются все типы внутреннего. Связующим звеном является сперматофорное. Примитивность сперматофорного оплодотворения, в сравнении с внутренним, допускалась и другими исследователями (A. Khalifa, 1949; V. B. Wigglesworth, 1953). Но только совокупность всех приведенных материалов, обобщение накопленных в последние годы фактов, полученных при изучении оплодотворения Apterygota с точки зрения развиваемой гипотезы о первичной связи предков насекомых с почвой, позволяет обосновать эволюцию оплодотворения насекомых.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У ОНИХОФОР (ONYCHOPHORA)

Для полноты представлений об эволюции оплодотворения наземных членистоногих интересно рассмотреть и особенности оплодотоворения первичнотрахейных, как одного из наиболее примитивных классов наземных беспозвоночных. Близость Onychophora к членистоногим несомненна, несмотря на всю специфику этой своеобразной группы.

Все Onychophora ведут наземный образ жизни, но они более влаголюбивы, чем это обычно предполагается (L. Cuénot, 1948), фотофобны, очень чувствительны к высыханию (S. M. Manton and J. A. Ramsay, 1937) и связаны с почвой и подстилкой. Некоторые имеют и облик, типичный для геобионтов, например слепые и беспигментные Peripatopsis alba, обитающие на Столовой горе у Кейптауна. Живущие в более сухих местах Paraperipatus novae-britanniae весь сухой период года проводят, зарывшись в землю, в неактивном состоянии. По старым наблюдениям Седжвика, подтвержденным на Peripatopsis capensis Мэнтон (A. Sedgwick, 1895; S. M. Manton, 1938), самцы откладывают сперматофоры непосредственно на поверхность покровов самок. Сперматозоиды проникают через кожу (как у многих пиявок) и мигрируют по полости тела к яйцам. Следовательно, у онихофор, вследствие обитания во влажной среде, сперматозоиды в сперматофорах после выведения из половых протоков самца некоторое время остаются на открытой поверхности тела самки. Оплодотворение Onychophora, хотя и отличается от оплодотворения настоящих почвенных членистоногих, может рассматриваться, как примитивное наружно-внутреннее, поскольку имеется этап, когда сперма находится вне полостей мужского или женского организма.

СВЯЗЬ ТИПА ОПЛОДОТВОРЕНИЯ СО СРЕДОЙ ОБИТАНИЯ У ОСНОВНЫХ ГРУПП ЧЛЕНИСТЫХ (ARTICULATA)

Морским полихетам из аннелид, которых можно рассматривать как группу, наиболее близкую к предкам кольчатых червей и членистоногих, свойственно типичное наружное оплодотворение. У малощетинковых кольчецов, перешедших к жизни в почве (Lumbricidae), в сущности сохраняется наружное оплодотворение (происходящее в коконе), но ему предшествует поступление спермы от гермафродитного партнера в семеприемник (ложновнутренне-наружное оплодотворение). Примитивное наружно-внутреннее оплодотворение наблюдается у пиявок, обитающих либо в воде, либо во влажной почве. У первичнотрахейных, тесно связанных с почвой,— характерное примитивное наружно-внутреннее оплодотворение.

В типе членистоногих у водных форм Branchiata оплодотворение бывает различное. У Decapoda широко распространено наружное оплодотворение, хотя имеет место перенос сперматофоров. У речного рака сперматофоры прикрепляются позади полового отверстия самки и при откладке яиц, происходящей через несколько дней после спаривания, они

оплодотворяются вне материнского организма (Павловский и Лепнева, 1948). У креветок также наружное оплодотворение. По-видимому, не только развитием водных личинок, но и характером оплодотворения объясняется обязательная связь с водой таких прекрасно приспособленных к жизни на суше в постметаморфозный период Decapoda — Anomura, как пальмовый краб (Birgus latro). Сперматофоры у Birgus latro, сходные со сперматофорами у Coenobita rugosa и Dardanus punctulatus, такие же как и у водных форм (D. C. Mattews, 1956).

Среди морских ракообразных есть формы с типично внутренним оплодотворением, как, например, усоногие (Cirripedia). Внутреннее сперматофорное оплодотворение явилось предпосылкой для широкого завоевания суши представителями таких водных групп ракообразных, как Isopoda и Amphipoda, обеспечило возможность формирования таких типично наземных групп в пределах этих отрядов, как мокрицы (Oniscoidea) и Orchestiae.

Среди тихоходок (Tardigrada) у водных форм распространено наружное оплодотворение, а у обитателей почвы и мхов — внутреннее с переносом спермы в клоаку или яйцевой мешок.

В подтипе хелицеровых (Chelicerata) исходно водным формам (класс Xiphosura) свойственно наружное оплодотворение (Иванов, 1953).

Из паукообразных (Arachnomorpha) низшим группам, связанным с почвой, свойственно наружно-внутреннее оплодотворение (скорпионы, ложноскорпионы, вероятно, жгутоногие, панцирные и тромбикулоидные клещи); с переходом к жизни в более сухих условиях (Solifuga, Mesostigmata), особенно при открытом обитании (Araneina, Ixodida), пребывание спермы во внешней среде сокращается за счет ее переноса к половому отверстию самки теми или иными конечностями самца (хелицерами у сольпуг и мезостигмат, педипальпами у настоящих пауков, грудными ногами у Ricinulei); в результате оплодотворения приближается к внутреннему или становится им, как у ряда настоящих пауков.

В комплексе многоножек у связанных с почвой Geophilidae из Chilopoda и у низших, связанных с почвой, гнилой древесиной и сходными субстратами Diplopoda-Pselaphognatha, оплодотворение типично наружно-внутреннее, тогда как у высших диплопод (Juloidea) перенос спермы осуществляется гоноподиями, и оплодотворение может рассматриваться как внутреннее.

В классе насекомых для примитивных связанных с почвой Apterygota характерно типичное наружно-внутреннее оплодотворение, часто не избирательное; лишь у выходящих на поверхность почвы Machilidae вырабатывается перенос самцом предварительно отложенной спермы к половому отверстию самки.

С утратой имагинальной стадией связи с почвой и другими сходными местообитаниями у Insecta-Pterygota происходит сокращение пребывания сперматофора во внешней среде путем непосредственного его переноса к гениталиям самки в момент его выхода, причем у более примитивных и связанных с более сырыми местообитаниями групп насекомых как с неполным, так и с полным превращением сперматофоры прикрепляются к брюшку самки возле полового отверстия снаружи, а у приспособленных к жизни в более сухих условиях — переносятся копулятивным органом самца непосредственно в половые протоки самки, что у высших форм обычно заменяется переносом жидкой спермы.

Подводя итоги всему изложенному, можно следующим образом охарактеризовать связь типов оплодотворения разных групп Articulata с условиями типичных для той или иной группы местообитаний.

В водной среде возможно наружное оплодотворение (но, конечно, бывает и внутреннее и наружно-внутреннее).

При открытом образе жизни на суше наружное оплодотворение исключено, возможно только внутреннее оплодотворение.

У обитателей почвы и сходных субстратов выработались промежуточные типы оплодотворения, такие как ложновнутренне-наружные (дождевые черви) и наружно-внутреннее (низшие группы наземных членистоногих).

Сравнение типов оплодотворения в пределах классов наземных членистоногих (насекомые, многоножки, паукообразные) показывает, что исходным для всех этих групп типом оплодотворения является наружно-внутреннее, свойственное более примитивным, связанным с почвой и другими укрытиями формам, а настоящее внутреннее оплодотворение развивается в разных группах независимо, на основе этого общего исходного типа.

Из водных членистоногих легко переходят к наземному образу жизни лишь представители тех групп, для которых и при обитании в водной среде характерно близкое к внутреннему оплодотворение (например, мокрицы из равноногих ракообразных).

Параллельное развитие внутреннего оплодотворения на базе наружно-внутреннего в разных ветвях членистоногих позволяет легко понять пути исторического развития способов внутреннего оплодотворения в этом типе. До выделения в особую категорию и расшифровки сути наружно-внутреннего оплодотворения это не могло быть сделано.

Изучение особенностей оплодотворения низших почвенных животных дало новый материал, показывающий специфику почвы как среды обитания и ее роль в филогенетическом развитии наземных групп членистоногих — тезис, развитый мной ранее на основе других данных (Гиляров, 1944, 1949).

Анализ эволюции оплодотворения в разных группах наземных членистоногих позволяет выявить ее несомненные закономерности, парал-

Характер оплодотворения в разных классах наземных членистоногих

Членистоногие	Характер оплодотворения				
	наружно-внутреннее (без переноса спермы или сперматофора самцом)	непрямое внутреннее (с переносом спермы или сперматофора самцом с помощью придатков, не связанных с половыми протоками)	прямое внутреннее с наружными сперматофорами	прямое внутреннее с внутренними сперматофорами	прямое внутреннее без сперматофоров
Chelicerata: Без Acarina	Scorpiones, Pseudoscorpiones	Solifuga, Araneina	—	—	Opilionida (Platybunus)
Acarina	Trombiculidae, Oribatidae	Mesostigmata, Ixodida, Ricinlei	—	—	—
Diplopoda	Pselaphognatha	Juloidea	—	—	—
Chilopoda	Geophilomorpha, Scutigeridae	—	—	—	—
Insecta: Apteygota	Collembola, Campodeidae, Lepismatidae	Machilidae	—	—	—
Hemimetabola	—	(Odonata)	Blattoidea, Orthoptera-Ensifera, (Embiae)	Acridoidea, Copeognatha, Rhynchota, (pars)	Rhynchota (большинство), Thysanoptera (Ephemeroptera)
Holometabola		—	Megaloptera, Neuroptera-Planipennia (большинство)	Lepidoptera, Trichoptera (pars), Coleoptera (pars), Hymenoptera (pars)	Trichoptera (pars). Mecoptera, Coleoptera (большинство), Hymenoptera, Diptera (большинство)

лельное развитие сходных типов оплодотворения в разных филогентических ветвях Arthropoda-Terrestria.

В таблице приводится сопоставление распространения разных типов оплодотворения в разных группах наземных членистоногих.

Данные таблицы показывают, что эволюция способов оплодотворения по мере перехода от жизни в почве к жизни в открытой воздушной среде осуществлялась в разных классах членистоногих по сходным принципам. Даже отдельные приспособления, казалось бы очень специфические и частные, возникают в разных группах членистоногих параллельно. Так, например, откладка спермы на выделяемые паутинковые нити совершенно независимо вырабатывается у паукообразных (Araneina), диплопод (Polyxenidae), хилопод (Geophilidae) и насекомых (Machilidae). Интересно, что «penis» первично играет роль органа откладки капель спермы на паутиновую нить (у Polyxenidae, Geophilidae, Machilidae) или органа, облегчающего передачу спермы (сперматофоров) гоноподиям (Blaniulus, Oniscoidae). Характерно приспособление к переносу спермы с помощью негомологичных, не связанных с половым отверстием конечностей у разных наземных членистоногих (хелицеры у Solifuga и Mesostigmata, педипальпы у Araneina, третья пара ходильных ног у Ricinulei, ноги VII—VIII туловищных сегментов у Juloidea, нижнегубные щупики или хвостовые нити у Machilidae). Сюда примыкают и совокупительные придатки Odonata. Сложное поведение при спаривании с наведением самки на отложенный на субстрат сперматофор сходно у низших хелицеровых (Scorpiones, Pseudoscorpiones) и у низших насекомых (Sminthurides, Lepismatidae) и Scutigera.

При развитии внутреннего оплодотворения с непосредственным переходом спермы из семяизвергательного канала самца в половые протоки самки у насекомых-Pterygota (параллельно у Hemimetabola и у Holometabola) наблюдается следующий ряд: подведение снизу наружного сперматофора (например, у Blattoidea, Grylloidea, Locustoidea – Megaloptera, Planipennia) → введение сперматофора в половые протоки самки (например, у Acridoidea, части Rhynchota и Lepidoptera, части Coleoptera) → введение спермы в половые протоки самки (например, часть Rhynchota, Thysanoptera, часть Coleoptera, большинство Diptera).

Такие параллелизмы показывают, что при сходстве общего «плана строения», характеризующего тип, сходная смена сред в течение филогенеза определяет и направление эволюции, в частности способов оплодотворения. Направляет эволюцию характер отношений организма со средой.

Выделяя у членистоногих наружное, наружно-внутреннее и внутреннее оплодотворение, можно схематически представить наиболее типичную среду, у обитателей которой данный тип превалирует.

Наружное	Вода
↓	↓
Наружно-внутреннее	Почва
↓	↓
Внутреннее	Воздух

Эволюция от жизни в воде к жизни на суше через почву (Гиляров, 1949) определила в разных ветвях типа членистоногих закономерный переход от наружного оплодотворения к внутреннему через наружно-внутреннее.

ЛИТЕРАТУРА

Бей-Биенко Г. Я., 1950. Насекомые — таракановые. Фауна СССР, нов. сер., № 40, Изд-во АН СССР, М.—Л.

Бей-Биенко Г. Я. и Мищенко Л. Л., 1951. Фауна СССР. Саранчевые, ч. 1, Определители по фауне СССР, 38, Изд-во АН СССР.

Беккер Э. Г., 1925. К строению и происхождению наружных половых придатков Thysanura и Hymenoptera, Тр. Н.-и. ин-та зоол. МГУ, т. 1.
Беклемишев В. Н., 1952. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, изд. 2-е, Изд-во «Сов. наука», М.
Болдырев В. Ф., 1913. Die Begattung und der Spermatophorenbau bei Maulwirfsgrille, Zool. Anz., Bd. XLII.— 1914. Материалы к познанию строения сперматофор и особенностей спаривания у Locustoidea и Grylloidea, Тр. Русск. энтомол. о-ва, т. XLI, № 6.— 1926. Некоторые данные о сперматофорном оплодотворении у насекомых, Русск. энтомол. обзор., т. 21, вып. 1—2.— 1928. Biological studies on Bradyporus multituerculatus F.-W., Eos, vol. 4.— 1929. Сперматофорное оплодотворение у азиатской саранчи, Изв. по прикладн. энтомол., т. IV, № 1.
Брегетова Н. Г., 1956. Гамазовые клещи. Определители по фауне СССР, 61, Изд-во АН СССР, М.—Л.
Бэкер Э. и Уартон Г., 1955. Введение в акарологию, пер. с англ., ИЛ, М.
Воскобойников М. М., 1931. О синтезе в морфологии, Тр. IV Всес. съезда зоол., анат. и гистол. в Киеве в 1930 г., Харьков—Киев.
Гиляров М. С., 1939. Влияние почвенных условий на фауну почвенных вредителей, Почвоведение, № 9.— 1944. Почва как среда перехода беспозвоночных от водного образа жизни к наземному, Зоол. ж., т. XXIII, вып. 4— 1948. Смена условий обитания в эволюции губоногих многоножек, Докл. АН СССР, т. LIX, № 5.— 1948а. Роль почвы в процессе перехода беспозвоночных от водного образа жизни к наземному, Изд. АН СССР, сер. биол., № 3.— 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых, Изд-во АН СССР, М.—Л.— 1957. Эволюция постэмбрионального развития и типы личинок насекомых, Зоол. ж., т. XXVI, вып. 11.
Захваткин А. А., 1952. Разделение клещей (Acarina) на отряды и их положение в системе Chelicerata, Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, т. XIV.
Зернов С. А., 1949. Общая гидробиология, Изд-во АН СССР, М.— Л.
Иванов П. П., 1933. Die embryonale Entwicklung von Limulus moluccanus, Zool. Jb., Abt. System., Bd. 56, H. 2.
Иванова С. А., 1925. Zur Frage über Spermatophorenbefruchtung bei den Acridoidea (L. migratoria), Zool. Anz., Bd. 65, Hft. 3/4.
Кузнецов Н. И., 1951. Класс многоножки. Руководство по зоол. под ред. Л. А. Зенкевича, т. III, изд-во «Сов. наука».
Ливанов Н. А., 1955. Пути эволюции животного мира, Изд-во «Сов. наука».
Махотин А. А., 1934. Морфологическое значение придатков IX абдоминального сегмента самцов Odonata, Русск. зоол. ж., т. 13.
Мельниченко А. Н., 1931. О массовом появлении Collembola на снегу, Тр. IV Всес. съезда, зоол., анат. и гистол. в 1930 г. в Киеве, Харьков—Киев.
Павловский Е. Н. и Лепнева С. Г., 1948. Очерки из жизни пресноводных животных, Изд-во «Сов. наука», М.
Петерсен В. Э., 1907—1908. О сперматофорах чешуекрылых, Тр. Русск. энтомол. о-ва, т. XXXVIII.
Померанцев Б. И., 1932. К морфологии гениталий Culicoides (Diptera, Nematocera), Паразитол. сб. АН СССР, т. 3.
Холодковский Н. А., 1910. О сперматофорах, в особенности у насекомых. Тр. СПб. о-ва естествоиспыт., т. 41.— 1927. Курс энтомологии, т. 1, Гиз, М.—Л.
Шаров А. Г., 1953. Развитие щетинохвосток (Thysanura, Apterygota) в связи с проблемой филогении насекомых, Тр. Ин-та морфол. животных, вып. 8.
Шванвич Б. Н., 1949. Общая энтомология, изд-во «Сов. наука», М.
Alexander A. J., 1956. Mating in scorpions, Nature, vol. 178, No. 8.
André M. 1953. Observations sur la fécondation chez Allothrombium fuliginosum Herm., Bull. Muséum Nat. Histoire Natur., Ser. 2, t. 25.
Angermann H., 1955. Indirekte Spermatophorenübertrang bei Euscorpins italicus (Hbst.), Naturwissenschaften, Jg. 42.
Angermann H. und Schaller F., 1956. Die Spermatophore von Euscorpius italicus und ihre Übertragung, Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. (Erlangen, 1955), Zool. Anz., Suppl.-Bd. 19.
Badonnel A., 1951. Ordre des Psocoptères, Traité de Zool., ed. P.-P. Grassé, t. X, pt. 2.
Blunck H., 1912. Das Geschlechtsleben des Dytiscus marginalis L., I. Teil, Die Begattung, Z. f. Wissensch. Zool., Bd. 102.
Bourgogne J., 1951. Ordre des Lépidoptères, Traité de Zool., ed. P.-P. Grassé, t. X, pt. 1, Paris.
Bouvier E.—L., 1905—1907. Monographie des Onychophores, Ann. Sci. Nat. Zool., 9-me Ser., Livrais. 2 et 5.
Byers G. W., 1956. The reproduction of Chigger-mites (Acarina: Trombiculidae), Abstr. Tenth. Intern. Congr. Entomol., Sect. 9, 1203, Montreal.
Cameron A. E., 1913. The insect fauna of the soil, J. Econ. Biol., vol. 8, No. 3.
Chopard L., 1934. Sur la presence d'un spermatophore chez certains insectes orthoptères de la famille des Phasmidés, C. R. Acad. Sci., vol. 199.—1949. Ordre des Dictyoptères, Traité de Zool., ed. P.-P. Grassé, t. IX.
Cuénot L., 1948. Classe des Onychophores, Traité de Zool., ed. P. P. Grasse, t. VI.

David K., 1936. Beiträge zur Anatomie und Lebensgeschichte von Osmylus chrysops L., Z. Morphol. und Ökol. Tiere, Bd. 31.
Davies W. M., 1932. Swarming of Collembola in England, Nature, 129, July 16.
Du Bois A. M. und Geigy R., 1935. Beiträge zur Ökologie, Fortpflanzungsbiologie und Metamorphose von Sialis lutaria L. Rev. Suisse Zool., vol. 42, Nr. 6.
Fage L., 1948. Classe des Merostomacés. Traité de Zool., ed. P.-P. Grassé, t. VIII.
Friederichs K., 1934. Das Gemeinschaftsleben der Embiiden und Näheres zur Kenntnis der Arten, Arch. f. Naturgesch., N. F., Bd. 3.
Gerhardt U., 1913. Kopulation und Spermatophoren von Grylliden und Locustiden, Zool. Jb., Abt. Syst., Bd. XXXV.
Gerhardt U. und Kaestner A., 1933. Araneae, Kükenthals Handb. d. Zool., Bd. III (2), Lief. 11 (2).
Grassé P.-P., 1949. Ordre des Isoptères ou termites, Traité de Zool., T. IX.
Griffits A. B., 1892. Physiology of the Invertebrata, L. Reeve a. C°, London.
Gupta P. D., 1947. On copulation and insemination in the cockroach Periplaneta americana (Linné), Proc. Nat. Inst. Sci. India, 13, No. 2.
Handlirsch A., 1925. Phylogenie oder Stammgeschichte in: Chr. Schröder, Handb. Entomol., Bd. III, G. Fischer, Jena.
Illies J., 1955. Steinfliegen oder Plecoptera, Die Tierwelt Deutschlands, 43, G. Fischer, Jena.
Imms A. D., 1951. A general textbook of entomology, Methuen a. C°, London.
Jucci C. and Springhetti A., 1952, Evolution of seminal vesicles in Isoptera, Trans. Ninth. Int. Congr. Entomol., vol. 1.
Kaestner A., 1933. Solifugae, Kükenthals Handb. d. Zool., Bd. III (2), Lief. 7 (2).
Kew H. W., 1912. On the pairing of Pseudoscorpiones, Proc. Zool. Soc. London.— 1930. On the Spermatophores of the Pseudoscorpiones. Chthonius and Obisium, Proc. Zool. Soc. London.
Khalifa A., 1949. Spermatophore production in Trichoptera and some other insects, Trans. Roy. Entomol. Soc. London, vol. 100, pt. 16.— 1950. Spermatophore production and egg-laying behaviour in Rhodnius prolixus Stal. Parasitology, vol. 40.
Koffman M., 1929. Zur Methode der direkten Untersuchung der Mikrofauna und Mikroflora des Bodens, Zbl. Bakt., II Abt., Bd. 78.
Klingel H., 1956. Indirekte Spermatophorenübertragung bei Chilopoden, beobachtet bei der «Spinnenssel» Scutigera coleoptrata Latz., Naturwissenschaften, Jg. 43, Hft. 13.
Künkel H., 1955. Zur Biologie und Ökologie des getüpfelten Tausendfusses (Blaniulus guttulatus Gerv.), Z. angew. Entomol., Bd. 37, Hft. 4.
Lang J., 1954. Mnogonžky — Diplopoda, Fauna ČSR, sv. 2, Praha.
Lespés M. C., 1855. Mémoires sur les spermatophores des Grillons. Ann. sci. Natur. Zool., III (по Болдыреву, 1914).
Lindsay E., 1940. The biology of the silverfish Ctenolepisma longicaudata, Proc. Roy. Soc. Victoria, S. n., vol. 52.
Lipovsky L. J., Byers G. W. and Kardos E. H., 1957. Spermatophores—the mode of insemination of chiggers (Acarina, Trombiculidae), J. Parasitol., vol. 43, No. 3.
Lundblad O., 1929. Über den Begattungsvorgang bei einigen Arrhenurus-Arten, Z. Morphol. u. Ökol. Tiere, Bd. 15.
Manton S. M., 1938. Studies on Onychophora. IV. The passage of spermatozoa into the ovary in Peripatopsis, Phil. Trans. Roy. Soc. London (B), vol. 228.
Manton S. M. and Ramsay J. A., 1937. The control of water loss in Peripatopsis, J. Exptl. Biol., vol. 14, No. 4.
Mattews D. C., 1956. The probable method of fertilization in terrestial heremit crabs based on a comparative study of spermatophores, Pacif. Sci., vol. 10, No. 3.
Mayer H., 1956. Vergleichende Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie symphypleoner Collembolen, Naturwissenschaften, Jg. 43, Hft. 6. — 1957. Zur Biologie una Ethologie einheimlicher Collembolen, Zool. Jb., Syst., Bd. 85, Hft. 6.
Palmén E. and Rantala M., 1954. On the life-history and ecology of Pachymerium ferrugineum (C. L. Koch), Ann. Zool. Soc. «Vanamo», t. 16, No. 3.
Pauly F., 1952. Die «Copula» der Oribatidae (Moosmilben), Naturwissenschaften, Jg. 39.—1956. Zur Biologie einiger Belbiden, Zool. Jb., Syst., Bd. 84, Hft. 4—5.
Poggendorf D., 1956. Über rhythmische sexuelle Aktivität und ihre Beziehung zur Härtung und Haarbildung bei arthropleoner Collembolen Naturwissenschaften, Jg. 43
Przibram H., 1907. Die Lebensgeschichte der Gottesanbetterinnen, Z. wissensch. Insektenbiol., Bd. III.
Rittershaus K., 1927. Studien zur Morphologie und Biologie von Phyllopertha horticola L. und Anomala aenea Geer, Z. Morphol. und Ökol. Tiere, Bd. 8.
Robinson G. G. 1942. The mechanism of insemination in the Argasid tick. Ornithodorus moubata Murray, Parasitology, vol. 34.
Schaller F., 1952. Das Fortpflanzungsverhalten Apterygoter Insekten (Collembolen und Machiliden), Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. Freiburg, 19.—1953. Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie Arthropleoner Collembolen, Z. Morphol. und Ökol. Tiere, Bd. 41.— 1954. Die indirekte Spermatophoren-Übertragung und ihre Probleme, For-

schungen und Fortschritte, Bd. 28.—1954. Indirekte Spermatophoren-Übertragung bei Campodea (Apterygota, Diplura), Naturwissenschaften, Jg. 41, Hft. 17.— 1955. Zwei weitere Fälle indirekter Spermatophoren-Übertragung: Skorpione und Silberfischchen, Forschungen und Fortschritte, Bd. 29, Hft. 9.
Schiemenz H., 1953. Die Libellen unserer Heimat, Urania Verl., Jena.
Schömann K. und Schaller F., 1954. Das Paarungsverhalten von Polyxenus lagurus L., Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. Tübingen, 33.
Sedgwick A., 1895. Peripatus, Cambr. Nat. Hist. Zool., vol. V.
Seifert B., 1932. Anatomie und Biologie des Diplopoden Strongylosoma papillipes Oliv., Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 25.
Shulov A., 1956. Observations on the mating habits of scorpions, Abstr. Tenth Intern. Congr. of Entomol., Sect. 9, 1276, Montreal.
Šilhavý V., 1956. Sekáči. Fauna ČSR, sv. 8, Praha.
Snodgrass R. E., 1938. Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda, Smithsonian Miscell. Collection, XCVII.—1952. A textbook of Arthropod anatomy, Comstock Publ. Ass. Ithaca, New York.
Spencer G. J., 1930. The firebrate Thermobia domestica in Canada, Canad. Entomol. vol. 62, No. 1—2.
Stach J., 1955. Widlogonki—Diplura. Klucze do oznaczania owadow Polski. Cz. III—V, Warszawa.
Stefani R., 1953. Un particolare modo di accopiamento negli Insetti Embiotteri, Rendiconti dell' Accademia Nazionale dei Lincei (Cl. Sci. fis., mat., ant.), Ser. VIII, vol. XIV, fasc. 4.
Strebel O., 1932. Beiträge zur Biologie, Oekologie und Physiologie einheimischer Collembolen, Z. Morphol. und Ökol. Tiere, Bd. 25, Hft. 1.
Sturm H., 1952. Die Paarung bei Machilis (Felsenspringer), Naturwissenschaften, Bd. 39. — 1956. Die Paarung des Silberfischchens (Lepisma saacharina L.), Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. (Erlangen, 1955), Zool. Anz., Suppl. Bd. 19.
Sweetman H. L., 1938. Physical ecology of the firebrate, Thermobia domestica (Pack.), Ecol. Monogr, vol. 8.
Tilliard R. J., 1922. The life-history of the Australian moth la-cewing. Ithone fusca Newman, Bull. Entomol. Research, vol. XIII, pt. 2.
Vachon M., 1938. Recherches anatomiques et biologiques sur la repoduction et le developpement des Pseudoscorpiones, Ann. Sci. Nat., Zool. Onzième Ser., t. 1.
Valcurone M. L., 1957. Le Blatte, Illustraz. Sci. (Milano), N 90.
Waksman S., 1927. Principles of soil microbiology, Baltimore.
Weber H., 1930. Biologie der Hemipteren, J. Springer-Verl., Berlin.
Wigglesworth V. B., 1953. Insect Physiology, 5th ed. Methuen a. C°, London.
Willem V., 1925. Notes éthologiques sur divers Collemboles, Acad. Roy. Belgique Bull. Cl. Sci.
Willmann C., 1951. Über eigenartige Kopulationsorgane bei den Männchen der Gattung Veigaia, Zool. Anz., Bd. 147, Hft. 3/4.
Withicombe C. L., 1922. Notes on the biology of some British Neuroptera (Planipennia), Trans. Entomol. Soc. London.—1924. Some aspects of the biology and morphology of the Neuroptera,Trans. Entomol. Soc. London, pt. III, IV.
Zabinski J., 1933. Copulation extérieure chez les Blattes, C. R. Soc. Biol., vol. 112.

EVOLUTION OF INSEMINATION CHARACTER IN TERRESTRIAL ARTHROPODS

M. S. GHILAROV

Institute of Animal Morphology, Academy of Sciences of the USSR (Moscow)

Summary

Internal insemination of terrestrial Arthropods developed phylogenetically on the basis of external one innate in Polychaeta and lower aquatic Arthropods. Diversity of the modes of sperm transmission in terrestrial Arthropods realized by means of different non-homologous organs shows internal fertilization to have developed independently in different taxonomic groups.

The term insemination is used for discrimination of spermatozoid penetration into egg (fertilization, insemination sensu strictu) as well as for the whole complex of processes providing fertilization, from the ejaculation of sperm out of the male gonoducts up to the penetration of spermatozoa into eggs (insemination sensu latu). Three main types of insemination may be distinguished: 1) external one, when sperm is dropped

into external medium (water) where penetration of spermatozoa into eggs takes place; 2) *internal* one when the sperm from male gonoducts directly enters those of a female, and, at last, 3) *externo-internal* one whereby sperm is at first dropped by male into external medium and then is picked up by the genital opening of a female (the term and its interpretation are suggested for the first time). Externo-internal insemination may proceed in such an environment only where the sperm does not undergo rapid desiccation, for example, in the soil.

In the subtype of Chelicerata evolution of the mode of fertilization may be traced from external fertilization in aquatic Xiphosura through externo-internal — in Scorpionoidea and Pseudoscorpionoidea, further through the transfering of sperm prior laid on the substratum or on special net-work into the genital opening of a female (in Solifuga and in the majority of spiders) and at last to the internal one (in certain Dipneumones). Analogous evolutionary series are to be observed in Acarina (externo-internal fertilization in Trombiculidae and Oribatidae, internal one in Mesostigmata and Ixodidae). A true internal insemination is known in some Opilionida.

Among Chilopods, externo-internal insemination is innate in soil dwelling Geophilids (and in Scutigerids as well) the males of which drop their sperm later picked up by a female. Of Diplopods, the externo-internal insemination is innate in Pselaphognatha, whereas in millipeds (Juloidea) the transfer of sperm into gonoducts of the females is realized by means of the male extremities, which are not directly connected with the genital opening.

Within Insecta different modes of externo-internal insemination are innate in Apterygota (Collembola, Diplura, Thysanura) in which males lay sperm (usually in the form of spermatophores) on the substrates, and then females pick it up with their genital apertures.

In lower Pterygots, both in Hemimetabola (for example, Blattoidea, Grylloidea, Tettigonoidea) and in Holometabola (Sialidae, Neuroptera — Planipennia) the time of spermatophore staying out of the organism is significantly shortened: spermatophore after its emergence from male gonoduct is immediately externally attached to the genital opening of a female. In the majority of Pterygota insemination is fully internal: the sperm is introduced by a male directly into the genital aperture of a female whereby the sperm may be either enclosed into spermatophores (Acridoidea, Lepidoptera, a part of Rhynchota, a part of Trichoptera etc.) or it may be free (the majority of the representatives of higher orders).

Internal insemination in higher insects has developed on the basis of externo-internal one innate in Apterygota, through the spermatophorous one.

The changes of the environments in the phylogeny of terrestrial Arthropods previously proved by the author: water→soil→air were accompanied by corresponding change of prevailing type of the insemination: external→ externo-internal→ internal one.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 5

ГЛАВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ФИТОНЕМАТОД ОТРЯДОВ РАБДИТИД И ТИЛЕНХИД (RHABDITIDA ET TYLENCHIDA)

А. А. ПАРАМОНОВ

Гельминтологическая лаборатория Академии наук СССР (Москва)

1. ВВЕДЕНИЕ

Класс нематод характеризуется признаками биологического прогресса. Нематоды населяют, по-видимому, все известные научному знанию биотопы. Численность их очень велика: в почве она выражается величинами порядка 50—400 млн. особей на 1 га (N. A. Cobb, 1915; H. Micoletzky, 1922), в водных бассейнах их также очень много. То же относится и к числу видов. Кроме того, несомненно, что нематоды эвриадаптивны и притом во многих аспектах.

Франц (V. Franz, 1924) высказал мысль, что организация нематод характеризуется признаками дегенерации. К ним он относит явления эвтелии, амитозы, малое число хромосом, наличие синцитиальной гиподермы. Однако эти представления навеяны изучением зоопаразитических нематод. У свободных эноплид гиподерма представлена клеточной мозаикой (Филипьев, 1921), а не синцитием. эвтелия присуща переднему и заднему (хвостовому) отрезкам тела, а средний участок тела, отвечающий мезодеуму, не характеризуется постоянством клеточного состава (A. Wessing, 1953). Число хромосом далеко не всегда так мало, как у аскарид. Крюгер (E. Krüger, 1913) установила для Rhabditis aberrans 24 хромосомы (2 n), Гертвиг (P. Hertwig, 1922) нашла у Rhabditis pellio 14 хромосом, Мальвей (R. H. Mulvey, 1955) обнаружил у Meloidogyne hapla 10 хромосом (n), я видел в половых клетках Ditylenchus destructor 24 (26?) хромосомы (2 n). Новейшие данные по поводу амитоза не подтверждают его исключительности, напротив, он довольно обычен, и притом вплоть до млекопитающих. Таким образом, эволюция нематод не может быть сведена к дегенерации. Правильная постановка проблемы эволюции нематод должна быть свободна от предвзятости, навеянной организацией зоопаразитических форм, хотя и нужно помнить, что в исследовании филогении различных групп нематод и даже происхождения их в целом изучение зоопаразитических нематод сыграло большую роль, как это показал Гетерингтон (D. Ch. Hetherington, 1924).

Анализ эволюции нематод не ограничен морфологическим аспектом. Изучение филогенеза нематод должно быть связано с формами их экологических отношений, с причинным исследованием адаптиоморфозов и факторов, определяющих пути их филетического развития. В этой работе все сказанное выше относится только к группе нематод, связанных с растениями, т. е. к фитонематодам, в том понимании этого термина, которое было предложено ранее (Парамонов, 1952).

2. ГЛАВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ РАБДИТИД РАСТЕНИЙ

Нематоды отряда рабдитид (Rhabditida Chitwood, 1933) включают большое число видов, распределенных по нескольким подотрядам, представленным преимущественно формами, которые паразитируют в органах животных (зоопаразитами). Для фитогельминтолога интересен только подотряд рабдитат (Rhabditata Chitwood, 1933), из состава которого я выделил еще два — Diplogasterata Paramonov, 1952, и Cephalobata Paramonov, 1956. Эти три группы образуют три различных направления эволюции, общая характеристика которых мною уже была предложена раньше (Парамонов, 1956).

Система рабдитат, диплогастерат и цефалобат, связанных с растениями, показана ниже (Парамонов, 1956).

Rhabditata Chitwood, 1933
- Rhabditidae Oerley, 1880
  - Rhabditinae Micol., 1922
  - Diploscapterinae Chitw. et Chitw., 1937
  - Brevibuccinae Paramonov, 1956
  - Pseudodiplogasteroidinae Körner, 1954
- Bunonematidae Paramonov, 1956

Diplogasterata Paramonov, 1952
- Diplogasteroididae Paramonov, 1952
- Demaniellidae Paramonov, 1952
- Diplogasteridae Steiner, 1929
  - Diplogasterinae Micol., 1922
  - Neodiplogasterinae Paramonov, 1952
- Odontopharyngidae Micol., 1922
- Tylopharyngidae Paramonov, 1952
- Cylindrocorporidae Goodey, 1939

Cephalobata Paramonov, 1956
- Panagrolaimidae Paramonov, 1956
  - Alloionematinae Chitw. et McJntosh, 1934
  - Procephalobinae Paramonov, 1956
  - Panagrolaiminae Thorne, 1937
  - Turbatricinae Goodey, 1943
- Cephalobidae Chitw. et Chitw., 1934.
  - Cephalobinae Fil., 1934
  - Acrobelinae Thorne, 1937

В этой работе морфологические аспекты подчинены более широкой задаче — прослеживанию и характеристике соответствующих адаптиоморфозов и их связей с факторами, влияющими на них.

А. Подотряд Rhabditata Chitwood, 1933. Подотряд рабдитат я трактую как группу, адаптированную к сапробиотической среде и характеризующуюся также выходами к становлению паразитизма. Адаптированность к сапробиотической среде выражается в ряде морфофизиологических признаков: а) призматическая стома приспособлена к транзиту мелких частиц сапробиотического детрита и масс бактерий; б) пищевод на всем протяжении снабжен миофибриллами, несет два бульбуса (метакорпальный и кардиальный) и характеризуется интенсификацией глотательных движений. Метастомные мелкие зубы и в еще большей мере дробильный аппарат кардиального бульбуса разбивают комочки заглатываемого субстрата, с силой вовлекаемого в пищевод: в) средняя кишка объемистая; г) плодовитость высокая, дидельфны, синхронных яиц относительно много; д) повышенный коэффициент барьерности кутикулы; е) подвижность высокая — так как коитус протекает во время движений самки, то у самцов вырабатывается приспособление к прочной фиксации к телу самки — бурсальные крылья с «ребрами»; ж) основу питания составляют продукты расщепления белков и моносахариды, накапливающиеся в результате деятельности бактерий сапробиотической среды.

Типичный род типичного семейства Rhabditidae Oerley, 1880, Rhabditis Dujardin, 1845, представлен видами, большинство которых

должно быть отнесено к различным группам сапробионтов — сирфетобионтам (в навозе), сапроксилобионтам (в гнилом дереве и пнях), эусапробионтам, или типичным сапрозоям. Последняя группа наиболее интересна, так как представители ее заселяют органы вегетирующих растений, пораженные сапробиотическими процессами. В недрах семейства рабдитид начинается становление паразитизма, присущего ряду видов рода Rhabditis и видам рода Parasitorhabditis (Fuchs, 1937, Chitwood, 1950). Это направление паразитизма нас здесь не интересует, так как оно связано с развитием зоопаразитических групп фазмидиевых, а не фитонематод. Фитонематоды — сложная группа. Мной намечены следующие группы фитонематод: эусапробионты, девисапробионты (атипичные), фитогельминты неспецифичного и специфичного патогенного эффекта (Парамонов, 1952). В рамках групп, перечисленных в системе, эти экогруппы распределяются так: подотряд рабдитат — преимущественно эусапробионты, реже — девисапробионты и паразиты животных; подотряд диплогастерат — сапробиотические хищники и формы, трофически сходные с рабдитатами, но иной физиологии, частично выселяются в чистую воду; подотряд цефалобат — преимущественно девисапробионты, примитивные формы близки к эусапробионтам, паразитов животных очень мало (подсемейства Cephalobiinae и Daubaliinae); отряд тиленхид (Tylenchida Thorne, 1949) представлен фитогельминтами неспецифичного и специфичного патогенного эффекта (Парамонов, 1952, 1956).

Все эти групы связаны (посредственно или непосредственно) с семейством рабдитид. Таким образом, семейство рабдитид приобретает значение «узлового» момента филогенеза различных групп фазмидиевых. Мы должны, однако, учитывать, что сапробиотическое существование несомненно создало предпосылки к зоопаразитизму. Поэтому фактически многие зоопаразитические (кишечные) нематоды остаются сапробионтами. Что касается фитогельминтов и фитонематод в целом, то вопрос о них требует рассмотрения в ином аспекте, так как фитогельминты во многих отношениях альтернативны по отношению к типичным зоогельминтам, обладая совершенно иной характеристикой и специфичностью (Парамонов, 1954). Поэтому возникает вопрос, возможно ли производить различные группы, содержащие в себе по преимуществу фитонематод (цефалобаты и многие группы тиленхид), также от семейства рабдитид. Чтобы ответить на это, недостаточно морфологических сопоставлений. Необходимо проанализировать характер эволюции семейства рабдитид и типичные для них формы адаптиоморфозов.

И. И. Шмальгаузен (1939), анализируя проблему адаптиоморфозов, выделяет ряд типов последних. Пытаясь дать филогенетическую характеристику семейства рабдитид, мы должны учитывать среду, которая для них типична, т. е. сапробиотическую среду. Последняя не может быть расценена как среда общего значения; напротив, она ближе к представлениям о частной среде, с признаками известной специфичности, даже специализации. Поэтому в этой среде идет, например, независимая дифференцировка на «мирных» и хищных сапробионтов, представленных диплогастератами. Если рассматривать сапробиотическую среду в таком аспекте, то можно склониться к выводу, что семейство рабдитид эволюирует по типу теломорфозов. Теломорфозы связаны с известным ограничением среды и развитием специальных адаптаций, сопряженных с утратой пластичности организации. Однако, если семейство рабдитид приобрело значение «узлового» момента эволюции отряда рабдитид, то тогда трудно согласиться с тем, что эволюция этого семейства может быть определена как теломорфоз. И. И. Шмальгаузен указывает, что между различными типами адаптиоморфозов нет резких границ — они переходят друг в друга. Мне думается, что, несмотря на специфичность и частный характер сапробиотической среды, она тем не менее не приводит к развитию ограниченных теломорфозов и, напротив, обеспечивает алломорфный тип развития (фи-

логенеза), возможно, требующий даже особой терминологии, на чем мы не будем здесь останавливаться; условно обозначим лишь эту форму алломорфоза стенадаптивной.

Основания для такой трактовки сапробиотической среды и соответственно — эволюции семейства рабдитид следующие. Сапробиотическая среда, имея частную характеристику по отношению к среде более общего значения (чистая почва — reine Erde немецких нематологов), в то же время характеризуется тем, что она нормально включена в поверхность почвы и в ризосферу ее. Всюду в почве при известных условиях (влажность) идут сапробиотические процессы, связанные с сапробиотическим распадом многообразного органического материала. Поэтому можно утверждать, что сапробиотическая среда, несмотря на свою частность, в то же время весьма обычна, даже типична для биологии почвы. Огромные массы организмов, в том числе микроорганизмов и нематод, всегда обеспечивают становление сапробиотической среды почвы, ее развитие и факультативную ликвидацию. При этом сапробиотические процессы в высшей степени многообразны. Это обстоятельство сразу наталкивает нас на предположение, что семейство рабдитид должно было испытать в высшей степени многообразную эволюцию «алломорфного типа», притом протекавшую с высокими скоростями.

Основания для такой трактовки эволюции этого семейства и подотряда рабдитат в целом следующие. Прежде всего бросается в глаза, что в рамках семейства рабдитид и смежных с ним имеется ряд форм, носящих «сборный» характер, наподобие «сборных типов» палеонтологов. Эти «сборные типы» попадают в положение «живых ископаемых», связывающих соседние группы и нарушающих даже их дискретность. Одна из таких форм — Pseudodiplogasteroides compositus Körner, 1954, занимает промежуточное положение между семейством Rhabditidae и подсемейством Diplogasteroidinae (Fil. et Schuur. St., 1954) или, с моей точки зрения, между семейством Rhabditidae и семейством Diplogasteroididae Paramonov, 1952.

Далее следует подчеркнуть, что легко устанавливаются также связи между семейством рабдитид и примитивными цефалобатами из семейства панагролаймид (Panagrolaimidae). В пределах одного из подсемейств этого семейства, а именно — Procephalobinae Paramonov, 1956, сохраняются ясные связи с семейством рабдитид в строении стомы, а также в сохранении раблитоидного пищевода с двумя бульбусами. Вместе с тем в пределах семейства панагролаймид сапробиотическое существование также имеет значительное распространение. Далее в пределах семейства рабдитид широко распространено явление sibling species, видов-двойников (E. Mayr, 1949), очень близких друг к другу. Род Rhabditis, в пределах которого известно свыше 200 видов, вообще богат формами, различающимися в мелких признаках. Все эти факты делают вероятным предположение об интенсивной эволюции этого семейства. К сказанному надо прибавить следующее. В условиях сапробиотической среды, по-видимому, под влиянием химизма бактериальной микрофлоры и грибов (H. G. Sachs, 1950), протекают энергичные процессы химических превращений (мы имеем здесь в виду эусапробионтов, а не сапроксилобионтов, среда которых не характеризуется высокими скоростями превращений). Сапробиотический процесс протекает в форме следующих друг за другом стадий развития. Поэтому и нематоды-эусапробионты также испытывают процессы сукцессий, в ходе которых примерно в течение 1, 2, 3 дней происходит смена видов так, что каждая предшествующая группа видов уступает свое место каждой последующей, причем эти группировки могут заходить друг за друга, включая «остатки» предшествующей видовой группировки. Каждая группа живет эфемерно — 1, 2, 3 дня, но достигает за этот короткий срок огромной численности вследствие высокой плодовитости и в еще большей мере — в результате высоких скоростей онтогенезов.

Сапробиотическая среда становится основой развития быстро сменяющих друг друга популяций и субпопуляций (Unterpopulations немецких авторов, G. Osche, 1954). При этом состав (комбинации) видов часто различен, условия сапробиотической среды и сукцессии многообразны. Данные отношения открывают широкие возможности реализации большого многообразия биотипов. Таким образом, эти условия способствуют повышению темпов эволюции, и, следовательно, «универсальная» сапробиотическая среда не препятствует развитию эволюционных сдвигов, в том числе и в направлении консолидации групп в пределах которых имеется большое число фитонематод. Поэтому нельзя отрицать возможности того, что семейство рабдитид обеспечило также выходы к эволюции групп, представленных преимущественно фитонематодами. Даже тиленхиды-фитогельминты могут быть выведены из сапробиотического мира нематод, тем более что фитогельминтам неспецифичного патогенного эффекта сапробиотическая среда далеко не чужда (см. ниже).

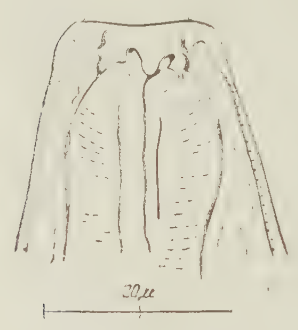


Рис. 1. Голова Pristionchus lheritieri

Б. Подотряд Diplogasterata Paramonov, 1952. Диплогастераты возникают в сапробиотической среде. В настоящее время можно считать доказанными их близкие связи с рабдитидами (H. G. Sachs, 1950; G. Osche, 1952, I. Weingärtner, 1955; Парамонов, 1952, 1956). Однако, несмотря на близость к рабдитатам и специально к семейству рабдитид, диплогастераты своеобразны в эволюционном развитии. Примитивные диплогастераты семейства Diplogasteroididae несут явные признаки связей с Rhabditidae, вплоть до сохранения стомы, сходной, но все же не идентичной стоме рабдитид. Вся организация диплогастероидид близка к рабдитоидной. Но уже у них возникают специфические черты: метателостомный спинной бугор пищевода, процессы смены функций, ведущие к коренным изменениям морфологии и физиологии пищевода, а в дальнейшем и стомы. Средний, или метакорпальный, бульбус испытывает процесс интенсификации моторной (глотательной) функции и заметно увеличен, по сравнению с метакорпальным бульбусом видов рода Rhabditis. Напротив, кардиальный бульбус испытывает процесс иммобилизации и инактивации моторной функции и интенсификацию экскреторно-ферментативной функции за счет разрастания трех пищеводных желез, выделяющих эктоферменты, лизирующие ткани жертвы. В семействе Diplogasteridae к этим признакам присоединяется новый — интенсификация и активация метастомных зубов (рис. 1). Кутикула также испытывает изменения. Коэффициент барьерности ее мало изменяется, по сравнению с семейством рабдитид. Однако склеротизация кутикулы, защита против механических повреждений у некоторых родов, например у Eudiplogaster Paramonov, 1952, возрастает и, помимо поперечных колец, возникают продольные ребра, усиливающие механическую стойкость кутикулы против поранений.

Диплогастераты образуют несомненное алломорфное направление эволюции, характеризующееся усилением биологического прогресса. Происходит в высшей степени энергичная дифференцировка типичного рода семейства диплогастерид — Diplogaster M. Schultze, 1857 и смежных с ним. Частично диплогастераты эмансипируются от сапробиотической среды и утрачивают тяжелую веретенообразную форму тела эусапробионтов; проникая в чистые пресные воды, они преодолевают даже условия бентоса, поднимаются в водную толщу и оседают на поверхности листьев подводной флоры в составе их эпифауны. Однако большинство диплогастерат не приобретает значения типичных фитонематод и не играет роли в составе их фауны, кроме типичных эусапробионтов.

В. Подотряд Cephalobata Paramonov, 1956. Совсем иную картину видим мы в пределах подотряда цефалобат. Как уже указывалось, примитивные цефалобаты из семейства Panagrolaimidae сохраняют явственные связи с рабдитатами (семейство рабдитид). Они часто сходны с ними в строении стомы, пищевода. Хейлостома сохраняет широкую связь с протостомой, иногда сохраняется метакорпальный бульбус (подсемейство Procephalobinae). У личинок стома, несомненно, близка к рабдитоидной (рис. 2). Но наряду с чертами сходства с рабдитидами, уже у панагролаймид появляются существенные признаки различий: а) сохраняется лишь один яичник (рис. 3) и притом оригинальной структуры: продельфный, но отогнутый назад и очень продуктивный; б) коэффициент барьерности кутикулы резко возрастает. Эти черты получают свое дальнейшее развитие у типичных Cephalobidae, у которых к этим признакам присоединяются: в) проболы; г) прерывистая склеротизация всех отделов стомы; д) возрастание барьерности кутикулы. С чем связан последний признак?



Рис. 2. Голова личинки Panagrolaimus rigidus

Многие почвенные нематоды, в том числе Dorylaimus, не обладают высоким коэффициентом барьерности кутикулы. Барьерность кутикулы дорилаймид я принимаю за единицу [1]. В пределах рабдитид коэффициент барьерности возрастает, у цефалобат он еще выше, сохраняя примерно то же значение и у более специализованного семейства Cephalobidae. Ясно, что объяснить это возрастание барьерности кутикулы почвенным существованием трудно, поскольку многие другие почвенные формы нематод лишены этого признака. Однако совсем другое объяснение возникает, если учесть факт постоянного присутствия цефалобат, в частности панагролаймин и цефалобид, в тканях растений. Более того, цефалобаты занимают в тканях растений одно из первых мест. Так, в тканях кукурузы девисапробионты семейства цефалобид представлены большим числом видов и особей (Барановская, 1957). В тканях луков эта группа также имеет большое значение (Судакова, 1957), определяя собой характерные черты динамики фауны данных растений, И. А. Барановская (1957) установила, что девисапробионты семейств Panagrolaimidae и Cephalobidae наиболее эвриадаптивны и инвазируют все органы исследованных ею пшениц. Таким образом, высокий коэффициент барьерности кутикулы получает свое естественное объяснение: цефалобаты становятся на путь завоевания тканей и органов высших растений, т. е. приобретают значение фитобионтов.

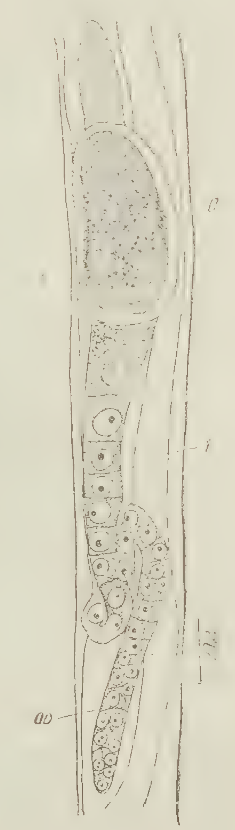


Рис. 3. Половая трубка самки Cephalobus persegnis
o — яйцо, *ov* — яичник

В этой связи развиваются и приспособления к использованию тканей растений. Пути к этому могут быть различными. Цефалобаты пошли по

[1] Барьерность кутикулы проверяется следующим методом. Нематоду помещают в концентрированный раствор хлористого натрия. В условиях гипертонического раствора тело ее обезвоживается и сморщивается. В дальнейшем, при установлении осмотического равновесия, оно вновь принимает нормальные формы. Засекая время от начала сморщивания и до установления (визуального) осмотического равновесия, мы получаем данные о барьерности кутикулы, относящиеся к избранной единице.

пути развития механических приспособлений к использованию тканей растений, отрывая, вероятно, куски ткани и группы клеток при помощи особых головных и губных выростов — пробол (рис. 4), характерных для типичных видов семейства цефалобид. С этим механическим приспособлением, разрывающим ткани растений (G. Steiner, 1929), коррелируется и своеобразное строение стомы. Оставаясь вполне гомологичной стоме видов семейства рабдитид (H. G. Sachs, 1950), стома цефалобид испытывает процесс интенсификации, выраженный в том, что стенки стомы (рабдионы) подвергаются резкой склеротизации и стома превращается в типичную цефалобоидную ротовую полость с оптически прерывистыми, т. е. кольцеобразно утолщенными, стенками. Это вполне согласуется с функцией пробол и вместе с тем заставляет предполагать, что цефалобиды прогрессировали, по сравнению с семейством рабдитид, и в другом важном признаке: они способны переваривать захваченные куски тканей, т. е. расщеплять белки и углеводы, быть может, с участием бактерий, но, вероятно, в полости своего кишечника. Только таким путем, мне кажется, можно объяснить их способность существовать и, очевидно, питаться в растительных тканях. Впрочем, эта сторона их биологии еще требует исследований. Я наблюдал заглатывание довольно крупных комков плотной структуры, которые можно проследить в пищеводе и в кишечнике, хилоплакусами (Chiloplacus symmetricus и Panagrolaimus rigidus) (рис. 5).



Рис. 4. Голова Chiloplacus lentus

Во всяком случае мы имеем право утверждать, что цефалобаты делают попытки к завоеванию тканей растений. Я должен подчеркнуть, что цефалобаты обычны также в почве. Все это говорит за то, что цефалобаты — эвриадаптивная группа, развивающаяся по типу алломорфных преобразований, и что эта группа вместе с тем характеризуется явственными признаками эмансипации от типичной сапробиотической среды, оставаясь связанной с ней лишь частично. Поэтому эта группа и получила значение группы девисапробионтов.

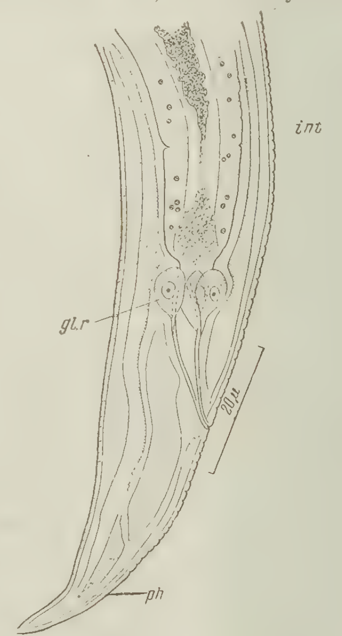


Рис. 5. Хвостовой конец тела Panagrolaimus rigidus

int — задний отдел средней кишки, наполненный остатками пищи, *gl. r.* — ректальные железы, *ph* — фазмида

Нельзя признать это направление эволюции к фитобионтности «удачным». Цефалобаты не стали «химиками», они не пошли по пути интенсификации эктоферментативных желез пищевода, сохранивших ту же ступень развития, что и у видов семейства рабдитид. В этом аспекте, несмотря на алломорфный тип адаптиоморфозов цефалобат, они все же не достигли успеха в полном завоевании органов растений. Направление их развития отвечает, пожалуй, понятию о fehlgeschlagene Adaption Абеля (O. Abel, 1912), поскольку всякое приспособление относительно и характеризуется известной степенью соответствия условиям среды. В целом, однако, цефалобаты в конкретных, хотя и ограниченных формах, завоевали спорофит высших растений, получили широкое распространение в почве, в значи-

тельной мере эмансипированы от сапробиотической среды, а их эволюция, несомненно, связана с алломорфозами. Поэтому и в растениях они распределились по всем основным системам: в корнях, стеблях, листьях.

Сравнивая, однако, цефалобат с рабдитатами и устанавливая тезис об алломорфной характеристике их эволюции, нельзя не видеть различий между ними. Рабдитаты — сапробионты и паразиты, главным образом, животных. Цефалобаты — почвенные формы и фитобионты, зоопаразитизм среди них — почти исключение. Среды, типичные для этих групп, также различны. Рабдитаты обильны только в загнивающих органах растений, цефалобаты — в здоровых и в почве. Таким образом, алломорфная характеристика этих групп качественно различна. Алломорфоз рабдитат связан все же с более стенадаптивной организацией, а у цефалобат — с эвриадаптивной.

3. ГЛАВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ТИЛЕНХИД

Отряд тиленхид (Tylenchida Thorne, 1949) занимает в экологической системе фитонематод особое место. В таксономии он также обособлен. Для форм этого отряда характерны следующие основные признаки: очень высокий коэффициент барьерности кутикулы, превращение стомы в стилет (стоматостиль), дальнейшая интенсификация и функциональная дифференцировка эктоферментативных желез пищевода, развитие паразитического образа жизни.

Часть тиленхид становится энтомопаразитами. Я их здесь касаться не могу. Другие адаптировались к жизни в органах растений или стали эктопаразитами их. Однако фитопаразитизм тиленхид далеко не однороден, качественно различен. Именно в этом суть предложенного мной деления их на две группы — фитогельминтов специфичного и неспецифичного патогенного эффекта. Первая группа характеризуется следующими признаками: а) фитогельминты этой группы способны самостоятельно расщеплять белки до аминокислот и переводить полисахариды в моносахариды (Мюге, 1956, 1956а); б) они полностью эмансипируются от сапробиотической среды и антагонируют с сапробионтами; вызывают в органах растений признаки гельминтозов. Фитогельминты неспецифичного патогенного эффекта характеризуются следующими признаками: а) питаются, по-видимому, частично сахарами и аминокислотами, приготовленными бактериями сапробиотической среды; б) способны размножаться в условиях сапробиотического распада и не антагонируют с сапробионтами; не вызывают независимых признаков фитогельминтозов, перекрывающихся бактериозами и микозами.

Обращаясь к наиболее известным группам фитопаразитических тиленхид, мы можем предложить следующую их характеристику:

Надсемейство Aphelenchoidea Fuchs, 1937

Семейство Aphelenchidae Steiner, 1949. Представители входящих сюда подсемейств Aphelenchinae Schuurm. St. et Teuniss., 1938, и Paraphelenchinae Goodey, 1952,— только фитогельминты неспецифичного патогенного эффекта. Немного родов.

Семейство Aphelenchoididae Paramonov, 1953. Большинство форм рода Aphelenchoides Fischer, 1894,— фитогельминты неспецифичного патогенного эффекта в любых органах растений, меньшинство — фитогельминты специфичного патогенного эффекта, паразитирующие преимущественно в зеленых органах растений. Только один род (Aphelenchoides).

Надсемейство Tylenchoidea Chitw. et Chitw., 1937

Семейство Tylenchidae Fil., 1934. Много фитогельминтов специфичного патогенного эффекта, но имеется много форм неспецифичного патогенного эффекта. Паразитируют во всех органах растений. Много родов.

Семейство Neotylenchidae Thorne, 1949. Только фитогельминты неспецифичного патогенного эффекта. Встречаются во всех органах растений. Немного родов.

Семейство Heteroderidae Skarbilovitsch, 1949. Специализованное семейство с глубоко измененной паразитизмом организацией. Самки утратили подвижность, не способны существовать вне растения. Только фитогельминты специфичного патогенного эффекта. Немного родов.

Пытаясь выяснить, какие закономерности характеризуют отношения между этими группами (других тиленхоидей мы здесь не можем касаться), мы пришли к следующим выводам: 1) нарастание специализации связано с нарастанием числа форм, принадлежащих к группе фитогельминтов специфичного патогенного эффекта; 2) число родов и видов больше в группе семейства тиленхид, где специализация (за исключением рода Anguina Scopoli, 1777, см. ниже) не достигает стенадаптивной характеристики; 3) группы, представленные только фитогельминтами неспецифичного патогенного эффекта (афеленхиды среди Aphelenchoidea, неотиленхиды среди Tylenchidae), не отличаются многообразием родов и видов; 4) группы, зашедшие очень далеко в направлении узкой специализации (род Anguina и семейство Heteroderidae), не отличаюся богатством видового или родового состава. С другой стороны, приходится подчеркнуть, что фитогельминты описанных групп, несомненно, оказываются связанными, по крайней мере частично, с сапробиотической средой (фитогельминты неспецифичного патогенного эффекта). Эти факты имеют большое значение для нашего анализа.

Афеленхоидеи включают формы, сохраняющие черты сходства с рабдитатами. Так, у Aphelenchus avenae (семейство Aphelenchidae) самцы несут бурсальные крылья с «ребрами», напоминающие бурсу рабдитид. Спикулы еще не приобрели типичного афеленхоидного строения, сохраняется рулек. Все формы семейства афеленхид — фитогельминты неспецифичного патогенного эффекта. Таким образом, возникает обоснованная возможность считать, что эта группа возникла от рабдитид. Семейство Aphelenchoididae более специализовано. Спикулы специфично афеленхоидные, рулек исчез, бурсальных крыльев нет. Часть форм — фитогельминты специфичного патогенного эффекта. Афеленхоидиды, однако, тяготеют к афеленхидам, имеют сходную с ними структуру спинной пищеводной железы афеленхоидного типа, но продвинулись дальше по пути адаптирования к фитопаразитизму.

Группы надсемейства тиленхоидей эволюируют существенно иначе. Они сохраняют сходство с рабдитатами лишь в одном признаке: спинная железа открывается в основании стомы, преобразованной в стилет. Бурсальные крылья теряют «ребра» и во всяком случае, типичное их рабдитоидное расположение. В остальном в пределах разных семейств эволюция идет в различных направлениях.

Центральное место занимает семейство Tylenchidae. В пределах этого семейства происходит резкий подъем числа видов — фитогельминтов специфичного патогенного эффекта, которые полностью эмансипированы от сапробиотической среды и независимо от бактерий осуществляют свою трофику. Это семейство, несомненно, филетически не связано с афеленхоидеями, отличаясь от них тиленхоидным типом пищеводных желез. Оно ответвляется от рабдитид и эволюирует в ином направлении, чем афеленхоидеи. Направление это можно характеризовать как типичный алломорфоз. Фитогельминты данного семейства сохраняют гибкую организацию и широкую эврнадаптивность. Так, даже фитогельминты специфичного патогенного эффекта этого семейства способны, паразитируя в органах растений-хозяев, в то же время длительные сроки существовать в свободной среде, вне растений и обладают специальным приспособлением для этого — «жировым телом». Вместе с тем в пределах этого семейства много неспецифичных форм, живущих в почве и факультативно в растениях

или только в почве. Эвриадаптивность создает условия биологического прогресса этой группы.

Семейство Neotylenchidae Thorne имеет совсем иную характеристику. Для этого семейства характерна полная редукция среднего бульбуса. Все роды семейства — фитогельминты неспецифичного патогенного эффекта. Можно думать, что это деградировавшие потомки тиленхид (семейство Tylenchidae), представляющие какую-то угасающую ветвь, филетические связи которой не ясны. Бросается в глаза, что в этом семействе нет фитогельминтов специфичного патогенного эффекта. Вероятнее всего, что неотиленхиды очень рано ответвились от семейства тиленхид, но не достигли успеха в овладении тканями растений. Поэтому они остались примерно на том уровне физиологического развития, которое характерно для семейства афеленхид среди афеленхоидей. Анализ эволюции этой группы — особый вопрос.

Совершенно иначе представляется характеристика семейства Heteroderidae. Формы этого семейства достигают высокой специализации (см. выше). Фитогельминтов неспецифичного патогенного эффекта здесь нет. При этом совершенно ясно, что гетеродериды берут свое начало от каких-то представителей семейства тиленхид. Личинки гетеродерид сохраняют совершенно ту же организацию, что и личинки форм семейства тиленхид. Если у взрослых самок гетеродерид хвост редуцируется, а женское половое отверстие становится задним, то у личинок гетеродерид зачаток половой системы самки локализуется очень далеко от ануса (рис. 6). У личинок тиленхид имеется совершенно такая же локализация женского полового зачатка. Однако в дальнейшем процессе онтогенеза, под влиянием новых изменений, картина развития резко изменяется, видимо, по типу девиаций, и самка приобретает свои оригинальные черты сильно измененной паразитизмом формы. При этом гетеродериды с полной очевидностью испытывают процесс глубокой специализации типа телеморфозов. Можно думать, что они образуют замкнутую и слепую ветвь эволюции отряда тиленхид.



Рис. 6. Личинка Meloidogyne incognita
a — анус, gen — зачаток женской половой системы

Подытоживая эту сжатую характеристику эволюции главнейших групп отряда тиленхид, связанных с растением, можно сказать следующее. Тиленхиды в целом являются прогрессивной группой, характеризующейся эвриадаптивными чертами организации. Паразитизм в ее пределах не препятствует алломорфному развитию. Таким образом, общая картина эволюции фитогельминтов отряда тиленхид существенно отличается от эволюции нематод, перешедших к паразитизму в органах животных.

4. ГЕНЕЗИС ФИТОГЕЛЬМИНТОВ

Несомненно, что специфические черты эволюции фитогельминтов связаны со специфичностью условий их паразитического существования. На фитогельминтах лежит резкая печать их автотрофных хозяев и они характеризуются рядом признаков, альтернативных по отношению к нематодам, ведущим зоопаразитическое существование (Парамонов, 1954). Не останавливаясь здесь на этом вопросе, я хотел бы коротко задержаться на важнейших факторах генезиса фитогельминтов. Мной высказана гипотеза

(Парамонов, 1956а), согласно которой фитопаразитические нематоды имеют следующее общее происхождение. Тиленхиды, конечно, возникают в почвенных условиях. Поэтому и ныне пребывание в почве остается одним из существенных признаков их биологии, хотя геогельминтов среди фитопаразитических нематод мало. Я думаю, что эволюция тиленхид почвы открывается развитием приспособлений к питанию за счет мицелия грибов. Это предположение можно в настоящее время считать в высшей степени вероятным, так как число фактов, указывающих на питание фитогельминтов (тиленхид) мицелием грибов, непрерывно возрастает, на чем я здесь не буду останавливаться, так как этот вопрос требует самостоятельного рассмотрения. Важно подчеркнуть, что склонность к питанию за счет мицелия грибов присуща фитогельминтам не только неспецифичного, но и специфичного патогенного эффекта. Эта способность сохраняется и у энтомотиленхат, как это показано в последнее время Рюмом (W. Rühm, 1957). Таким образом, способность питаться мицелием грибов носит в пределах отряда тиленхид почти универсальный характер во всех тех случаях, когда стилет невелик и не подвергается перестройке, связанной с переходом к эктопаразитизму. В этой связи, кстати, я высказываюсь в пользу представления о двояком происхождении эктопаразитизма у фитогельминтов: надо различать п е р в и ч н ы й эктопаразитизм потребителей мицелия грибов — «микогельминтов» и в т о р и ч н ы й эктопаразитизм видов семейства Criconematidae с их огромными стилетами. Последнего вопроса я в данной работе не разбираю.

Именно соприкосновение с густой сетью мицелия вызвало, вероятно, развитие основных признаков тиленхид — стилет, высокий коэффициент барьерности кутикулы (защита против выделений гриба), развитие эктоферментативных желез и т. п. Можно думать, что с развитием спорофита высших растений, накапливающих в зеленых органах и в корневой системе запасы питательных материалов, сапрофитные и паразитические грибы проникли в ткани спорофита, а вслед за ними в ткани растений проникли и нематоды. Здесь нематоды приобрели возможность интенсивного питания; таким образом, возникнув как «микогельминты», стилетные нематоды выработали позднее приспособления к паразитированию в органах высших растений. Нельзя не подчеркнуть, что это не исключило питания мицелием, которое в некоторых случаях сохраняет большое значение как источник поступления белков. Так, Бэкер (A. D. Baker, 1948) заметил, что экспериментальная инвазия клубней картофеля дитиленхом (Ditylenchus destructor) протекает с различным успехом. Позднее Бэкер, Браун и Джемс (A. D. Baker, G. L. Brown and A. B. James, 1954) показали, что если клубень инвазируется чистой культурой дитиленха, то инвазия протекает сравнительно вяло. Если инвазия становится комбинированной и вместе с дитиленхом в клубень проникает микозная инфекция, скорость развития дитиленхоза возрастает. Было также установлено, что дитиленх картофеля способен вызывать некроз мицелия шампиньонов. Некоторые группы фитогельминтов, несомненно, питаются мицелием. Это можно утверждать в отношении неотиленхид. Далее, очень вероятно, что питание мицелием обычно для афеленхид. Так, Кристи и Арндт (J. R. Christie and H. Arndt, 1936) наблюдали, что гнилостная нематода (Aphelenchus avenae) питается плазмой клеток больной ткани растения и сосет мицелий. Вероятно, свыше 30 видов рода Aphelenchoides так или иначе связаны в своем питании с мицелием грибов. Из 60 видов этого рода, перечисляемых Гудэйем (T. Goodey, 1951), в отношении 20 видов указывается на питание их мицелием. Гудэй сообщает, что это — «свободно живущие» виды, сапробионты, обитающие в почве или в разлагающемся растительном материале и, по-видимому, питающиеся грибами (мицелием). Мы имеем основание рассматривать питание мицелием грибов как элемент анцестральной трофической характеристики стилетных форм, сохранившийся в геологической современности.

Однако одновременно нельзя не подчеркнуть, что изложенные факты, если учесть огромную эвриадаптивность фитогельминтов в отношении использования очень большого круга хозяев (эвригостальность), свидетельствуют о значительной широте адаптаций. Космополитизм очень многих форм также должен быть учтен в широкой характеристике фитогельминтов, свидетельствующей о том, что эта группа находится в состоянии ярко выраженного биологического прогресса, который и определяет значительную, хотя далеко еще не полно осознанную, вредоносность фитопаразитических нематод.

ВЫВОДЫ

1. Исследование проблемы направлений эволюции рабдитид и тиленхид опирается на предложенную автором систему, в которой учтены таксономические группы, содержащие фитонематод. В пределах отряда Rhabditida автор принимает соответственно три подотряда: Rhabditata Chitwood, 1933, Diplogasterata Paramonov, 1952, Cephalobata Paramonov, 1956.

2. Подотряд Rhabditata трактуется как группа, адаптированная к сапробиотической среде и характеризующаяся становлением зоопаразитизма.

3. Теоретически обосновывается тезис об особой форме алломорфоза (стенадаптивный алломорфоз), приведшего семейство Rhabditidae к расцвету, увеличению числа видов и к развитию других таксономических групп в условиях интенсивной эволюции.

4. Подотряд Diplogasterata рассматривается как результат дифференцировки сапробиотических групп на две — «мирных» и хищных. Приспособление Diplogasterata, в особенности Diplogasteridae, к хищничеству интенсифицировало процессы эволюции, привело это семейство к биологическому прогрессу и частичной эмансипации от сапробиотической среды (пресноводные виды).

5. Подотряд Cephalobata, в отличие от Rhabditata и Diplogasterata, развивался в направлении адаптирования к существованию в тканях здоровых растений; зоопаразитизм в его пределах слабо выражен. Возникнув от Rhabditidae, Cephalobata, приспособляясь к жизни в тканях растений, приобрели кутикулу, характеризующуюся повышенным коэффициентом барьерности, и выработали адаптации (проболы, прерывисто склеротизованную стому) к механическому разрушению тканей растений.

6. Tylenchida также испытали энергичную эволюцию, характеризующуюся типичными чертами. Автор различает две экологические группы фитогельминтов — специфичного и неспецифичного эффекта. Первая группа характеризуется: способностью самостоятельно расщеплять белки и переводить полисахариды в моносахариды, эмансипацией от сапробиотической среды, антагонистическими отношениями с сапробионтами и провоцированием специфичных фитогельминтозов. Вторая группа характеризуется признаками, альтернативными в отношении перечисленных.

7. Процессы специализации фитогельминтов подчинены следующим закономерностям: 1) нарастание специализации связано с нарастанием числа фитогельминтов специфичного патогенного эффекта; поэтому специализованные группы (род Anguina Scopoli, 1770, семейство Heteroderidae) включают только фитогельминтов первой группы; 2) группы, представленные только фитогельминтами неспецифичного эффекта (например, Aphelenchidae, Neotylenchidae) всегда бедны родами; группы, где специализация достигла многообразия и где имеются фитогельминты первой и второй групп, всегда характеризуются большим числом родов и видов (семейство Tylenchidae).

8. Семейство Tylenchidae характеризуется алломорфозами. Семейство Heteroderidae имеет иную характеристику, отличаясь телеморфозами; эти различия влекут за собой широкую дивергентную эволюцию Tylenchidae и ограниченность эволюционного развития Heteroderidae.

9. Предлагается гипотеза, согласно которой тиленхиды возникли как «микогельминты», питающиеся мицелием грибов. С проникновением грибов в спорофит высших растений нематоды проникли в их ткани вслед за грибами и приспособились к обильному питанию пластическими веществами высших растений.

ЛИТЕРАТУРА

Барановская И. А., 1957. Закономерности и факторы динамики фауны нематод пшеницы и сравнительные заметки по динамике фауны нематод ржи и кукурузы, Тезисы докл. Конф. всес. о-ва гельминтол., 1.

Мюге С. Г., 1956. К физиологии питания галловой нематоды, Докл. АН СССР, 108, 1.—i1956а. К сравнительно-физиологической характеристике фитонематод, Пробл. паразитол., Киев.

Парамонов А. А., 1952. Опыт экологической классификации фитонематод, Тр. Гельминтол. лабор. АН СССР. IV.— 1954. Специфичность фитогельминтов и ее значение в сельскохозяйственной практике, Зоол. ж., т. XXXIII, вып. 5. — 1956. К ревизии системы рабдитат растений, Тр. Гельминтол. лабор. АН СССР, VIII. — 1956а. К филогении фитонематод, Пробл. паразитол., Киев.

Судакова И. М., 1957. Закономерности и факторы динамики фауны нематод многолетних луков, Тезисы докл. Конф. Всес. о-ва гельминтол., 2.

Шмальгаузен И. И., 1939. Пути и закономерности эволюционного процесса, Изд-во АН СССР, М.—Л.

Филипьев И. Н., 1918—1921. Свободно живущие морские нематоды окрестностей Севастополя, Тр. ОЗЛ и СБС РАН, 4.

Abel O., 1912. Grundzüge d. Palaeobiologie d. Wirbeltiere, Stuttgart.

Baker A. D., Brown G. L. and James A. B., 1954. Relationships of fungi, mites, and the potato-rot Nematode, Science, 119, 3081.

Christie J. R. and Arndt H., 1936. Feeding habits of the nematodes Aphelenchoides parietinus and Aphelenchus avenae, Phytopath., 26 (7).

Cobb N. A., 1915. Nematodes and their relationships Year-book of Depart. of agric. for 1914.

Franz V., 1924. Geschichte der Organismen, Jena.

Franz H., 1942. Untersuchungen über die Kleinwelt ostalpiner Boden I. Die freilebenden Nematoden, Zool. Jb., Syst., Bd. 75 (5—6).

Goodey T., 1951. Soil and freshwater Nematodes, London.

Hertwig P., 1922. Beobachtungen über die Fortpflanzungsweise und die systematische Einteilung der Regenwurmnematoden, Z. wiss. Zool., 119.

Hetherington D. Ch., 1942. Comparative studies on certain features of Nematodes and their significance, Illinois Biol. Monogr., VIII.

Krüger E., 1913. Fortpflanzung und Keimzellenbildung von Rhabditis aberrans, Z. wiss. Zool., 105.

Körner H., 1954. Die Nematodenfauna des vergehenden Holzes und ihre Beziehungen zu den Insekten, Zool. Jb., 82 (3-4).

Mayr E., 1949. Systematic and the origin of species, New York.

Micoletzky H., 1922. Die freilebende Nematoden, Arch. f. Naturgeschichte, 87 (8-9).

Mulvey R. H., 1955. Oogenesis in several free-living and plantparasitic Nematodes, Canad. J. Zool., 33 (4).

Osche G., 1952. Systematik und Phylogenie der Gattung Rhabditis, Zool. Jb., Syst., 81, 3.—1954. Über die gegenwärtig ablaufende Entstehung von Zwillings- und Komplementärarten bei Rhabditiden (Nematodes), Zool. Jb., Syst., 82 (6).

Rühm W., 1956. Die Nematoden der Ipiden, Parasit. Schriftenreihe, 6.

Sachs H. G., 1950. Die Nematodenfauna der Rinderexkremente, Zool. Jb., Syst., 79.

Steiner G., 1929. On the gross morphology of Acrobeles crossotus, Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 15.

Weingärtner I., 1955. Versuch einer Neuordnung der Gattung Diplogaster M. Schultze 1857 (Nematoda), Zool. Jb., Syst., 83 (3-4).

Wessing A., 1953. Histologische Studien zu den Problemen der Zellkonstanz. Untersuchungen an Rhabditis anomala P. Hertwig, Zool. Jb., Anat. und Ontog., 73 (1).

THE MAIN DIRECTIONS OF THE EVOLUTION OF PHYTONEMATODS BELONGING TO THE ORDERS RHABDITIDA AND TYLENCHIDA

A. A. PARAMONOV

Helminthological Laboratory, Academy of Sciences of the USSR (Moscow)

Summary

The author bases in this work on the system of Rhabditata (Paramonov, 1956) connected with plants, and on the widespread system of Tylenchida (Goodey, 1951) with

some modifications (family Aphelenchoididae Par., 1953). The author tries to analyse the phylogeny of the above groups.

Suborder Rhabditata is interpreted as a group of forms adapted to saprobiotic media and, partially, to parasitism (parasitic species of Rhabditis, species of Parasitorhabditis, families: Rhabdiasidae, Neoaplectanidae, Carabronematidae, Angiostomatidae, Strongyloididae). In spite of its particular biochemical characteristic, saprobiotic medium is widely distributed and common. When dwelling in this medium Rhabditidae are characterized by the characters of allomorphoses (Schmalhausen, 1939), they energetically evoluate, they are characterized by their biological progress and are regarded not only as a source of the development of zooparasitic Phasmidia but as a source of the evolution of Phytonematods, in the wide sense of the term (Paramonov).

The suborder Diplogasterata Paramonov, 1952, undoubtedly originated from the family Rhabditidae, which is demonstrated by the primitive family Diplogasteroididae Par., 1952, retaining features similar to Rhabditidae. A number of important morphological and physiological reorganizations in oesophagus and stoma, connected with the transition to the predatory mode of life stimulates biological progress of Diplogasterata and the increase of their specific and generic diversity, their partial emancipation from saprobiotic medium.

The suborder Cephalobata Param., 1956 also originated from Rhabditidae, its evolution, however, is directed towards the development of adaptations to the soil and to the existence in plant tissues. In this connection they acquire cuticle characterized by the increased coefficient of its barrier function and develop adjustments (probols, interrupted sclerotization of stoma) to the mechanical destruction of plant tissues.

Tylenchida Thorne, 1949 underwent energetic evolution. The author distinguishes two ecological groups of phytohelminths. The first one (phytohelminths of specific pathogenic effect) is characterized by the ability to break down proteins and to transform polysaccharids into monosaccharids independently, by antagonistic relation to saprobionts and by provocation of specific phytohelminthoses. The second group (phytohelminths of unspecific pathogenic effect) is characterized by features alternative to those of the first group.

The process of the specialization of phytohelminths is determined by the following regularities: 1) strengthening of specialization is connected with the increase of the number of phytohelminths of specific pathogenic effect; that is why specialized groups (genus Anguina Scopoli, 1770, family Heteroderidae) include only phytohelminths belonging to the first group; 2) the groups represented only by phytohelminths of unspecific pathogenic effect (e. g., Aphelenchidae, Neotylenchidae) are always poor in genera; the groups of diverse specialization including phytohelminths of both the first and the second groups are characterized by a large number of genera and species (fam. Tylenchidae). Family Heteroderidae is characterized by telemorphoses, family Tylenchidae — by allomorphoses. These differences bring about wide divergent evolution of Tylenchidae and the restriction of evolutionary development of Heteroderidae.

Hypothesis is put forward according to which Tylenchida have arisen as «mycohelminths» feeding on fungal mycelia. Fungi penetrating into the sporophyt of higher plants, nematods (Tylenchida) also penetrate into the plant tissues following fungi and adapt to feeding on nutritive plastic matters of higher plants. This hypothesis is based on the fact of widely distributed feeding of Tylenchida on fungal mycelia.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 5

МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОРГАНИЗАЦИИ CLAUSILIIDAE И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ИХ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНИИ

И. М. ЛИХАРЕВ

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

Среди наземных моллюсков бесспорно одной из самых интересных групп являются Clausiliidae. Совершенно оригинальное устройство замыкательного аппарата, своеобразный облик раковины при наличии чрезвычайного разнообразия в строении с давних пор привлекали внимание конхиологов. Интересу к этой группе также способствовал характер ее распространения, так как ареал семейства состоит из трех изолированных частей — западной части Палеарктики, Индо-Малайской области и северной части Неотропической области.

К сказанному можно добавить, что ископаемые Clausiliidae известны с верхнего мела и палеонтология дает некоторые сведения об изменениях в распространении и эволюции этой группы.

В настоящее время известно около 1500 видов данного семейства.

Длительный период вся систематика этой группы основывалась на особенностях строения замыкательного аппарата. В этом отношении классической являлась сводка Беттгера (O. Boettger, 1877). Главным недостатком предложенной в ней системы являлось то, что при довольно хорошей характеристике отдельных групп (роды или подроды в современном объеме) она не вскрыла родственные связи между ними, из-за чего трудно было представить филогению всего семейства.

В этом отношении большую положительную роль сыграли анатомические исследования Вагнера (A. Wagner, 1919—1920, 1922). Автор имел обширный материал по различным группам из Западной и Южной Европы. Значительно беднее были сведения о видах, обитающих в Передней Азии и на Кавказе. Из многочисленных видов, обитающих в Юго-Восточной Азии, Вагнер располагал лишь единичными и совершенно не имел материала из тропической Америки. В связи с этим, выводы автора в отношении европейских групп, в основном, правильные, легли в основу современной систематики семейства; в отношении же кавказских и переднеазиатских видов Вагнер в ряде случаев сделал серьезные ошибки в оценке их систематического положения. Что касается Phaedusinae тропической Азии, то и тут его выводы, по большей части, ошибочны. Основной методологической слабостью системы Вагнера являлось то, что автор не пытался вскрыть взаимозависимость строения отдельных органов и влияния на них образа жизни моллюсков.

В данной работе, на основании морфо-функционального анализа организации Clausiliidae, мы пытаемся наметить пути, по которым шла эволюция семейства, и заложить основы генетической системы этой группы.

Нами были изучены раковина, внутреннее строение, систематическое положение и образ жизни 42 видов Clausiliidae Крыма и Кавказа, пяти видов из Ирана и Турции и 15 видов из Юго-Восточной Азии.

Кроме того, учтены новые литературные данные по анатомии ряда видов, обитающих в Индонезии (F. E. Loosjes, 1953), в Японии и Китае (T. Habe, 1940, 1943), а также довольно многочисленные последние исследования по анатомии Clausiliidae Европы и Северной Африки (R. A. Brandt, 1956; A. Fuchs und F. Käufel, 1936; G. Mandahl-Barth, 1951; K. L. Pfeiffer, 1955—1956).

К сожалению, все наши сведения о внутреннем строении американских Neniinae ограничиваются двумя работами (P. Hesse, 1925; A. Zilch, 1953), в которых изучены только два вида.

Раковина

Clausiliidae имеют высокую и узкую, чаще всего веретеновидную раковину, верхняя часть которой коническая, середина более или менее цилиндрическая, а нижний конец сужен. Раковина слагается из большого числа оборотов (до 16, изредка до 18 оборотов) и чаще всего закручена влево, реже — вправо (рис. 1).

Раковина значительно крупнее мягких частей тела животного, а нога короче раковины. При сильном втягивании тела в раковину нижние 2—3 оборота остаются пустыми. Показательно, что у Clausiliidae вес раковины в 1,5—2 раза больше веса мягких частей тела, т. е. раковина относительно тяжелее, чем у других раковинных моллюсков. Так как толщина стенок невелика, то приведенные цифры служат дополнительным подтверждением того, что объем раковины значительно больше, чем объем сократившегося животного. Подобный, на первый взгляд, парадокс объясняется тем, что у расправленного моллюска 2 нижних оборота заняты в основном крупным легким.



Рис. 1. Соотношение размеров раковины и мягких частей тела

А — при сильном втягивании в раковину, *Б* — при ползании

Наконец, очень важной чертой раковины Clausiliidae, от которой они получили свое название, является присутствие внутри последнего оборота особой полуподвижной пластинки — клаузилия (рис. 2). Эта пластинка состоит из широкой лопасти и длинной узкой рукоятки, которая, совершив почти полный оборот вокруг столбика, прикрепляется к нему внутри предпоследнего оборота. Благодаря спиральной форме, рукоятка играет роль пружины и обеспечивает эластичность всего клаузилия. Когда мягкие части моллюска втянуты внутрь раковины, лопасть клаузилия закрывает вход в раковину приблизительно на уровне середины последнего оборота. При этом она упирается в другие части замыкательного аппарата, а именно: в субколумеллярную пластинку, полулунную складку или задние концы палатальных складок. При расправлении моллюска его нога отжимает клаузилий в сторону и он оказывается окруженным складками мантии.

Замыкательный аппарат, кроме клаузилия, имеет ряд складок на внутренней поверхности последнего оборота, которые разделяются на следующие основные группы (рис. 3): а) пластинки, располагающиеся на париетальной стенке и столбике; сюда относятся верхняя, спиральная, нижняя и субколумеллярная пластинки; б) складки, располагающиеся на палатальной стенке; среди них различают полулунную, главную и пала-

тальные складки[1]. Наиболее постоянными в замыкательном аппарате являются пластинки и главная складка, полулунная и палатальные складки могут полностью или частично отсутствовать. Расположение, форма и размеры всех этих образований у разных видов варьируют.

Какое значение в жизнедеятельности этих моллюсков имеют указанные особенности раковины?

Впервые Вест (W. Vest, 1867) высказал мнение, что клаузилий служит, с одной стороны, преградой для проникновения врагов внутрь раковины, с другой стороны, защитой от высыхания. Прочие части замыкательного аппарата, по мнению автора, либо служат опорой клаузилию, либо направляют его движение. Приводя доводы в подтверждение своего взгляда на роль клаузилия, автор справедливо указывал на то, что у многих Clausiliidae, живущих в приморских областях или в верхних зонах гор, т. е. во влажном климате, все части замыкательного аппарата развиты слабо и нередко даже полностью редуцированы.



Рис. 2. Клаузилий с фрагментом столбика

Кимакович-Винницки (M. Kimakowitz-Winnicki, 1914) не соглашается со взглядами Веста. Во-первых, он указывает, что если бы клаузилий служил защитой от врагов, то утеря его привела бы к тому, что соответствующие виды должны были бы исчезнуть. Между тем, известны многочисленные случаи, когда такие, лишенные клаузилия, виды в течение длительного времени благополучно процветают в местах, где обитает много хищных насекомых, питающихся моллюсками. Во-вторых, Кимакович-Винницки не согласен с тем, что клаузилий служит защитой от высыхания, так как считает, что способность приклеиваться устьем раковины к субстрату лучше обеспечивает изоляцию моллюска от наружного воздуха. С его точки зрения, клаузилий вместе с пластинками служит опорой колумеллярному мускулу, что позволяет моллюску отрывать раковину от субстрата. Этот акт совершается благодаря тому, что воздух, находящийся внутри легкого, давит на клаузилий и прижимает его к названному мускулу. Тем самым последний получает вторую точку опоры (первой является столбик).

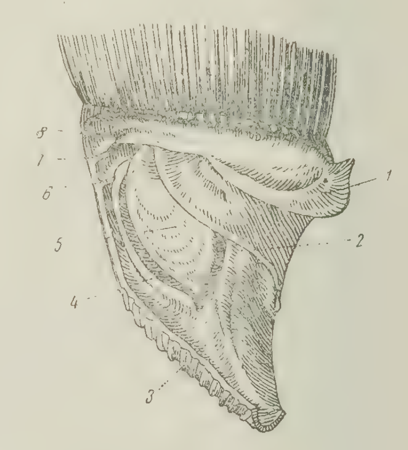


Рис. 3. Замыкательный аппарат Laciniaria biplicata (Mont.)

1 — верхняя пластинка, 2 — нижняя пластинка, 3 — субколумеллярная пластинка, 4 — полулунная складка, 5 — клаузилий, 6 — средняя палатальная складка, 7 — главная складка, 8 — спиральная пластинка

По сути дела таких же взглядов на роль клаузилия придерживается и Эдлауэр (E. Edlauer, 1941).

Подобное объяснение значения клаузилия не учитывает следующего: 1) известно, что большинство Clausiliidae живут над почвой — на скалах, на деревьях, т. е. в положении, когда раковина свободно свисает вниз и, следовательно, нет необходимости ее приподымать; 2) клаузилий возникает лишь к концу роста раковины, и довольно длительное время животное управляет раковиной без помощи клаузилия; 3) остается неясным, почему клаузилий отсутствует у видов, живущих во влажном климате. Следовательно, оба автора, разобравшись в механизме образования замыкательного аппара-

[1] Более подробное описание замыкательного аппарата см. И. М. Лихарев и Е. С. Раммельмейер (1952).

та, не смогли понять, какую роль он играет для животного. Особенно неясной остается роль палатальных складок.

Мы считаем, что организация всей раковины Clausiliidae, в первую очередь, подчинена одной цели — предохранению мягких частей тела от высыхания. В этой связи произошло сужение последнего оборота и развитие замыкательного аппарата с клаузилием.

В засушливое время клаузилий закрывает просвет раковины, тем самым затрудняя доступ в нее наружного воздуха, и сохраняет внутри раковины более высокую влажность, чем снаружи. Для дыхания остается лишь небольшая щель. Той же задаче служат палатальные складки, но они осуществляют ее иным образом. Когда животное втягивается внутрь раковины, то эти образования, раздражая его покровы, вызывают обильное отделение слизи, которая скопляется перед устьем. Высыхая, она образует перепонку, приклеивающую раковину устьем к субстрату, и тем самым закрывает доступ наружного воздуха к мягким частям тела.

Толкование роли клаузилия и всего замыкательного аппарата, как приспособления к защите от высыхания, соответствует тому, что мы знаем о других моллюсках. Известно, что в таких семействах, как Pupiliidae, Enidae и другие, зубы, развивающиеся внутри устья, крупнее у видов, живущих в более засушливом климате, чем у близких видов, обитающих во влажных условиях, у которых они нередко совсем отсутствуют.

Степень развития замыкательного аппарата зависит не только от макро-, но и от микроклимата. Так, у видов, обитающих под гниющей корой (Caspiophaedusa perlucens Bttg., Pontophaedusa funiculum Mouss., Serrulina), т. е. в условиях высокой и постоянной влажности, замыкательный аппарат развит слабее, чем у видов, живущих снаружи. В первую очередь, это проявляется в отсутствии или в слабом развитии палатальных складок. То же самое наблюдается у многих Clausiliidae, живущих в щелях скал (Armenica, Acrotoma). Характерно, что у тех же видов, у которых в связи с жизнью во влажном климате наблюдается полная или частичная редукция замыкательного аппарата, одновременно имеет место другое явление — последний оборот не сужается, и раковина приобретает башневидную форму. Следовательно, сужение последнего оборота, ведущее к тому, что раковина становится веретеновидной, тоже является приспособлением, уменьшающим потерю влаги на испарение. Как защиту от высыхания можно рассматривать и способность данных моллюсков к глубокому втягиванию в верхнюю часть раковины. При этом происходит уменьшение поверхности тела, а следовательно, и снижение испарения.

Замыкательный аппарат служит также и для фиксирования положения раковины на спине моллюска. В этом отношении особенно важную роль играют нижняя и субколумеллярная пластинки. Когда моллюск расправлен, то отдельные ветви колумеллярного мускула располагаются между этими пластинками, которые тем самым и определяют положение раковины на спине животного. Клаузилий является слишком слабым и подвижным образованием, и поэтому в этом деле может играть лишь вспомогательную роль.

В связи с сужением просвета последнего оборота, у животного, когда оно расправляется, возникает необходимость иметь приспособления, обеспечивающие свободный проход воздуха в легкое. Одновременно надо предохранить заднюю кишку и мочеточник от давления окружающих органов. Для этого служат, с одной стороны, спиральная и верхняя пластинки, с другой — главная складка. Эти образования, располагающиеся друг к другу под углом, создают внутри последнего оборота нечто вроде желоба. Тем самым они обеспечивают воздуху свободный проход из легкого наружу и обратно и предохраняют нижние участки задней кишки и мочеточника от давления остальных органов. С той же целью левый верхний угол устья имеет более или менее глубокую вырезку (синулус), которая у ползущего животного всегда обращена кверху.

Интересно, что обе легочные вены лежат рядом с главной складкой, что также, вероятно, связано с необходимостью иметь свободное пространство для проталкивания крови.

Наш взгляд на роль указанных образований подтверждается еще и тем, что как бы разнообразно ни был устроен замыкательный аппарат, верхняя пластинка, вместе с главной складкой, чаще всего остаются на своих местах. А у видов с разной степенью редукции замыкательного аппарата эти образования исчезают после полулунной и палатальных складок.

Ретракторы

В то время как кожномускульный мешок в данной группе моллюсков устроен очень однообразно, система ретракторов обнаруживает во многих отношениях значительное разнообразие.

Бо́льшая часть ретракторов является ветвями единого колумеллярного мускула, основная задача которого — втягивать мягкие части тела внутрь раковины. Этот мускул прикрепляется к столбику на уровне четвертого или пятого оборотов раковины, т. е. в области желудка. Единым он остается лишь на небольшом участке, так как обычно несколько ниже[2] белковой железы распадается на 4 широкие ленты, которые являются главными ретракторами тела.

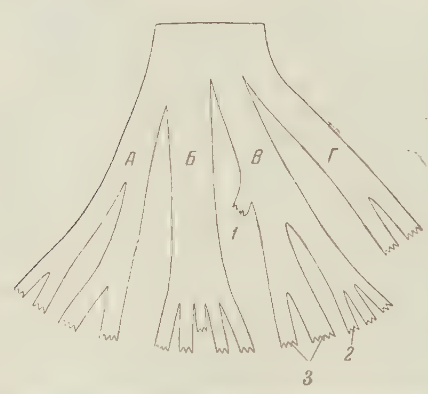


Рис. 4. Система ретракторов Cochlodininae

А — правый, *Б* — глоточный, *В* — левый, *Г* — задний ретракторы; *1* — ретрактор семеприемника, *2* — ретрактор половой клоаки, *3* — ретракторы левых щупалец

Место прикрепления колумеллярного мускула зависит от высоты раковины: чем выше она, тем выше находится место прикрепления мускула. Это находится в связи с необходимостью временами отрывать раковину от субстрата.

Соответственно их функции, ретракторы (рис. 4) подразделяются на: 1) левый, дающий ветви к щупальцам и стенкам тела левой стороны переднего конца; 2) правый, дающий ответвления к аналогичным органам правой стороны переднего конца; 3) глоточный, лежащий между 2 предыдущими и обслуживающий глотку и радулу; 4) задний, посылающий ветви к заднему концу ноги и к переднему краю мантии.

Очень важной чертой Clausiliidae является связь колумеллярной мускулатуры с половой системой. У левозакрученных форм ее осуществляет левый ретрактор, дающий: 1) 1—2 ветви к половой клоаке и нижнему концу влагалища почти у всех видов семейства; 2) специальную ветвь к нижнему концу семеприемника в подсемействах Cochlodininae и Clausiliinae. У правозакрученных форм аналогичные ответвления к половой системе дает правый ретрактор.

Кроме ретракторов — ветвей колумеллярного мускула, многие Clausiliidae, подобно большинству других семейств легочных моллюсков, имеют специальный ретрактор пениса, не связанный с прочими мускулами. Этот ретрактор одним концом прикрепляется к верхнему концу пениса, а другим — к диафрагме, т. е. к нижней стенке легкого. Лишь в подсемействе

[2] Для краткости и во избежание перегрузки текста такими терминами, как «проксимальный» или «дистальный», мы применяем понятия «верх» и «низ», «верхняя часть» или «нижняя часть». При этом самой верхней точкой считается вершина раковины или внутренностного мешка. Подобный подход условен, так как в жизни раковина очень часто свисает вершиной вниз.

Clausiliinae, и то не у всех, а у части родов, ретрактор пениса отсутствует или же не прикрепляется к диафрагме, а сливается с задним ретрактором колумеллярного мускула.

В систематическом отношении очень важным признаком является отношение половых путей к ретрактору ближайшего глазного щупальца, т. е. к одной из ветвей левого (у левозакрученных форм) или правого (у правозакрученных форм) ретракторов. У большинства видов ретрактор глазного щупальца проходит между пенисом и влагалищем. Лишь у части родов подсемейства Clausiliinae он лежит в стороне (медиально) от половых путей и с ними не перекрещивается.

О том, какое функциональное значение имеют различные формы связей системы ретракторов с половым аппаратом, будет сказано ниже.

Радула

По сравнению с другими частями пищеварительной системы, радула устроена довольно разнообразно. Как почти у всех растительноядных легочных моллюсков, она слагается из большого числа (3000—10000) мелких зубов. Они располагаются в ряды, число которых колеблется от 60 до 170. В пределах каждого ряда имеются один срединный, несколько боковых и краевых зубов. Каждый зуб состоит из основной пластинки и зубцов, среди которых различают основной и дополнительные зубцы. С давних пор в систематике моллюсков уделялось большое внимание характеру строения радулы, в первую очередь, числу зубов и их форме.

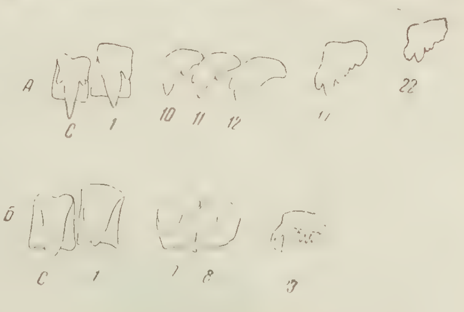


Рис. 5. *А* — первый тип радулы (Idyla foveicollis Charp.), *Б* — второй тип радулы (Laciniaria retowskii Bttg.)
С — срединный зуб: цифры указывают порядковый номер зуба, считая от середины

Среди Clausiliidae можно наметить два типа строения радулы.

Первый тип (рис. 5, *А*). Срединный зуб имеет 3 зубца — 1 основной и 2 дополнительных. Боковые зубы имеют 2 зубца — основной и наружный дополнительный. У краевых зубов, за счет расщепления сначала основного, а затем дополнительного зубцов, общее число их достигает 10, за исключением наиболее внешних зубов, у которых происходит редукция зубцов, вплоть до полного их исчезновения.

Общая формула одного ряда у моллюсков с радулой первого типа выглядит так[3]:

$$\frac{с}{3}+\frac{б}{2}+\frac{к}{3—n}.$$

Второй тип (рис. 5, *Б*). Срединный зуб имеет только один основной зубец, но очень мощный. Большинство боковых зубов также с одним зубцом, и лишь у нескольких, наиболее внешних, появляется дополнительный зубец. Краевые зубы имеют от 3 до 6 зубцов, реже — немного больше. Так же как и в первом типе, у наиболее внешних краевых зубов наблюдается редукция зубцов.

Общая формула одного ряда второго типа радулы выглядит следующим образом:

$$\frac{с}{1}+\frac{б}{1}+\frac{б}{2}+\frac{к}{3—n}.$$

---

[3] *с* — срединный, *б* — боковые, *к* — краевые зубы; в знаменателях дробей указано число зубцов.

Вагнер в своей классификации семейства придавал строению радулы важную роль. Он считал, что первый тип свойственен главным образом Phaedusinae, Clausiliinae и Cochlodininae[4]. Второй тип радулы характерен для Alopiinae, но у двух родов этого подсемейства — Delima и Siciliaria встречаются оба типа радулы. Наконец, автор отмечает, что у Fusulinae оба типа радулы встречаются одинаково часто.

Однообразие в строении радулы первых трех подсемейств было кажущимся и в значительной степени обусловленным слабой изученностью этих групп. Наши исследования кавказских и крымских видов Clausiliinae показали, что, хотя для них наиболее обычен первый тип радулы, у отдельных родов (Armenica, Acrotoma) радула построена по второму типу. Интересно, что даже внутри родов, большинство видов которых имеют радулу первого типа, встречаются отдельные виды с радулой второго типа. Среди многочисленных Laciniaria такими отклонениями являются L. gustavi Bttg., L. closta Bttg., L. retowskii Bttg., L. pleuroptychia Bttg.; среди Euxina — E. lasistana Lindh. и E. unicristata Bttg. Даже среди богатого видами неотропического подсемейства Neniinae, несмотря на то, что радула изучена лишь у единичных видов, отмечены оба типа строения этого органа.

Следовательно, хотя второй тип радулы наиболее характерен для Alopiinae, он имеется у отдельных родов и видов других подсемейств.

Чем же объяснить отклонение от общего для той или иной группы плана строения радулы? Имеет ли этот орган значение для систематики семейства?

На эти вопросы можно дать ответ, если учесть образ жизни соответствующих видов.

Моллюски, имеющие радулу первого типа, питаются растительным перегноем, а также развивающейся на нем грибной флорой.

Питание такой сравнительно мягкой пищей не требует особой специализации зубов, и они сохранили обычную для легочных моллюсков форму.

Второй тип радулы встречается только у скаложилов. В связи с тем, что они вынуждены питаться лишайниками, растущими на камнях, в процессе отбора срединные и боковые зубы усилились, потеряли дополнительные зубцы и приобрели форму мощного клина или долота.

Преобладание второго типа радулы среди Alopiinae связано с тем, что большинство из них являются скаложилами. Появление того же типа среди Clausiliinae также обусловлено тем, что представители соответствующих родов или видов живут исключительно на скалах.

То, что исчезновение дополнительных зубцов связано с жизнью на каменистом субстрате, подтверждают факты подобного строения радулы у скаложилов из других семейств легочных моллюсков. Так, у Chondrina avenacea Brug. (Pupillidae) и Helicigona cingullela Rssm. (Helicidae) срединный и боковые зубы не имеют дополнительных зубцов и устроены по типу долота. Между тем, у близких видов, живущих в других условиях, те же зубы имеют дополнительные зубцы.

Вагнер не подметил указанной закономерности, так как имел дело с музейным материалом и, по-видимому, мало знал об образе жизни изученных им видов.

Следовательно, форма зубов, в первую очередь, зависит от твердости пищи и может служить для характеристики целой группы лишь в том случае, если входящие сюда виды ведут сходный образ жизни.

---

[4] Давая названия подсемействам и родам, Вагнер часто нарушал правила зоологической номенклатуры. Последующие исследователи, в частности Эрманн (P. Ehrmann, 1926) и Тиле (J. Thiele, 1929—1933), исправили эти ошибки. В данной работе мы применяем только правильные названия подсемейств и родов, в том числе и тогда, когда излагаем содержание работ Вагнера.

Половая система

Гермафродитный половой аппарат Clausiliidae во многом устроен сходно с другими группами наземных легочных моллюсков. Он начинается гермафродитной железой или гонадой, состоящей из нескольких долек. От гонады тянется вниз тонкий гермафродитный проток, который на некотором расстоянии от белковой железы дает многочисленные извивы. После этого он вновь выпрямляется, расширяется и перед впадением в семеяйцевод дает коленообразный изгиб — камеру оплодотворения.

В верхний конец семеяйцевода, кроме гермафродитного протока, открывается белковая железа — массивный фолликулярный орган, образующий питательные вещества для яйцеклеток. Верхняя часть семеяйцевода имеет особый сортирующий аппарат из камер и щелей, благодаря которому яйца направляются в женский канал, а спермии — в мужской канал семеяйцевода. Последний на всем протяжении, кроме названных каналов, имеет еще третий канал — серозный, который, по-видимому, служит для передачи спермиев партнера из семеприемника в камеру оплодотворения.

Вдоль всего мужского канала семеяйцевода лежит предстательная железа. Внизу семеяйцевод распадается на два независимых протока — семяпровод и яйцевод. В верхней части, до разделения семеяйцевода половая система Clausiliidae устроена очень однообразно у всех видов и мало отличается от таковой у других семейств легочных моллюсков. Нижняя часть полового аппарата, наоборот, обнаруживает большее разнообразие (рис. 6).

В женские половые пути впадает семеприемник. Он имеется у всех видов семейства и служит для принятия сперматофора партнера и для хранения его до того момента, когда зрелые яйцеклетки начнут поступать в камеру оплодотворения. Тогда под действием лизирующего секрета — продукта выделения одноклеточных желез стенок семеприемника — хитинозные стенки сперматофора растворяются, и спермии освобождаются. Затем они движутся вниз, выходят из семеприемника и по серозному каналу семеяйцевода подымаются в камеру оплодотворения.

За единичными исключениями, почти у всех видов данного семейства семеприемник имеет придаточный орган, так называемый отросток. Это — полый трубчатый вырост, слепо замкнутый наверху. Часть протока семеприемника, которая находится ниже отростка, называется шейкой семеприемника.

В пределах семейства можно наметить три основных типа строения семеприемника.

1. У Phaedusinae и Neniinae как семеприемник, так и его отросток представляют собой широкие трубки почти равного калибра. Стенки их внутри выстланы однослойным кубическим или цилиндрическим эпителием, за которым находятся слой кольцевой мускулатуры и слой соединительной ткани. Отросток почти всегда впадает в семеприемник на значительном расстоянии от нижнего конца последнего, благодаря чему шейка очень длинная. Кроме того, семеприемник сливается с женскими половыми путями недалеко от половой клоаки. В связи с этим яйцевод длинный, а влагалище короткое.

2. У Alopiinae и Cochlodininae семеприемник устроен так же, но впадает он в женские пути значительно выше; поэтому яйцевод здесь короче, а влагалище длиннее. У Alopiinae, как и у двух предыдущих подсемейств, семеприемник не связан с колумеллярной мускулатурой, у Cochlodininae левый ретрактор дает к шейке семеприемника особую ветвь — ретрактор семеприемника.

3. Совсем иначе устроен семеприемник Clausiliinae. Как правило, отросток здесь очень узкий и тонкостенный и впадает в семеприемник недалеко от его нижнего конца. На гистологических срезах видно, что стен-

ки отростка образованы только однослойным эпителием. Что касается остальных частей семеприемника, то стенки их имеют как слой соединительной ткани, так и мускулатуру (особенно шейка). Как у Cochlodininae, к последней прикрепляется специальный ретрактор, весь же семеприемник впадает в женские половые пути на значительном расстоянии от половой клоаки. Следовательно, яйцевод сравнительно короткий, а влагалище длинное.



Рис. 6. Схема половой системы: *А* — Phaedusinae и Neniinae, *Б* — Alopiinae, *В* — Cochlodininae, *Г* — *Е* — Clausiliinae

1 — гонада, *2* — гермафродитный проток, *3* — белковая железа, *4* — камера оплодотворения, *5* — семеяйцевод, *6* — семеприемник, *7* — отросток семеприемника, *8* — шейка семеприемника, *9* — яйцевод, *10* — влагалище, *11* — половая клоака, *12* — ретракторы половой клоаки, *13* — семяпровод, *14* — пенис, *15* — диафрагма, *16* — ретракторы пениса, *17* — ретрактор глазного щупальца, *18* — бич, *19* — придаток пениса, *20* — ретрактор семеприемника, *21* — его ветвь к семяпроводу, *22* — мускул, связывающий семяпровод с нижним концом пениса. (Пунктиром обозначены органы, которые имеются не у всех родов соответствующего подсемейства)

Подобно семеприемнику, мужские половые пути также обнаруживают значительное разнообразие в устройстве, и здесь можно наметить три основных плана строения.

1. У Phaedusinae, Neniinae, Alopiinae, Cochlodininae и некоторых Clausiliinae тонкий семяпровод, обособившись от семеяйцевода, спускается вниз вдоль женских путей до половой клоаки, образуя нисходящее колено, а затем изгибается назад, тянется вдоль пениса и впадает в задний конец последнего, образуя восходящее колено. Таким образом, большая часть мужских протоков составляет довольно длинную петлю. Ретрактор ближайшего глазного щупальца проходит между этой петлей, с одной стороны, и нисходящим коленом и влагалищем, с другой. Пенис всегда значительно толще семяпровода, чаще всего цилиндрический или с местным расширением. Близ места впадения семяпровода к пенису крепится ре-

трактор, который другим концом присоединяется к диафрагме, т. е. к нижней стенке легкого. Лишь у некоторых родов Clausiliinae (Armenica, Idyla) ретрактор пениса сливается с задним ретрактором колумеллярной мускулатуры.

Пенис большинства видов не имеет никаких придаточных органов. Но у некоторых, в том числе у большинства Alopiinae, а также у двух родов Clausiliinae — Acrotoma и Armenica, пенис имеет довольно крупный слепой вырост, так называемый придаток пениса. Кроме того, нередко имеется небольшой, иногда рудиментарный, бич. Обращает на себя внимание тот факт, что придаток встречается чаще всего у скаложилов.

2. У родов Laciniaria и Balea (Clausiliinae) мужские половые пути характеризуются следующими особенностями. Во-первых, семяпровод не образует восходящего колена, а вместо этого, как и пенис, вытянут вдоль женских половых путей. Во-вторых, граница между пенисом и семяпроводом очень слабо выражена, так как последний сразу же после того, как он обособился от семеяйцевода, сильно расширяется и в виде толстой трубки тянется вниз. В-третьих, пенис не имеет ретрактора.

Кроме того, в связи с отсутствием петли, которую в предшествующем типе строения образуют пенис и восходящее колено семяпровода, у данных групп ретрактор глазного щупальца проходит в стороне от половых органов, не перекрещиваясь с ними.

Семяпровод на значительном протяжении подтянут редкими мускульными волокнами к женским половым путям. Кроме того, ретрактор семеприемника дает от себя особую ветвь к семяпроводу.

3. Остальные Clausiliinae (Fusulus, Ruthenica, Graciliaria, Clausilia, Iphigena, Erjavecia, Neostyriaca) представляют переходный тип между двумя предыдущими. Восходящее колено семяпровода очень короткое и вместе с пенисом образует лишь небольшую петлю. Как и в предыдущем типе, нисходящее колено расширено и подтянуто к влагалищу ветвью ретрактора семеприемника и отдельными мускульными волокнами. Ретрактор пениса еще имеется, но тонкий, рудиментарный.

У Fusulus, Ruthenica и Graciliaria ретрактор глазного щупальца еще проходит между пенисом и влагалищем; у остальных он лежит медиально от половых путей.

Среди разнообразных форм полового аппарата наиболее примитивные отношения мы встречаем у Phaedusinae и Neniinae. Половая система этих групп очень сходна с таковой у других семейств отряда Stylommatophora, особенно из надсемейств Pupillacea и Bulimulacea. Для всех них характерно, что пенис и восходящее колено семяпровода образуют петлю, которую пересекает ретрактор ближайшего глазного щупальца. Семеприемник очень длинный, открывается в женские половые пути очень низко, недалеко от половой клоаки, и лишен специального ретрактора; женские половые пути лишены придаточных органов.

Сужение последнего оборота раковины Clausiliidae и образование внутри него замыкательного аппарата привело к тому, что органы нижней части внутренностного мешка в отношении пространства, оставленного для них, оказались в менее выгодных условиях, чем органы, лежащие выше. В связи с этим семеприемник, первоначально впадавший в женские половые пути вблизи от половой клоаки, переместился выше, что привело к удлинению влагалища (остальные подсемейства).

Так как акт копуляции по сути дела заключается в обмене сперматофорами, то, в связи с этим, выворачивание влагалища происходит до тех пор, пока наружу не откроется вход в семеприемник. Как и у всех брюхоногих моллюсков, этот процесс осуществляется давлением крови. Обратное втягивание как пениса, так и влагалища производят соответствующие мускулы: пенис втягивает его ретрактор, а влагалище — специальные ветви левого ретрактора, которые у Phaedusinae и Neniinae прикрепляются к половой клоаке и к нижнему концу влагалища. В связи с пере-

мещением семеприемника кверху и удлинением влагалища, этих ветвей не хватает для втягивания верхнего участка влагалища. С нашей точки зрения, этим и объясняется появление ретрактора семеприемника. Он прикрепляется к нижнему концу семеприемника, нередко частично и к влагалищу, и обеспечивает полное втягивание женских половых путей после копуляции.

Сужение просвета последнего оборота, а также сильное закручивание внутренностного мешка и вытягивание легкого, отразились на форме и расположении мужских половых путей, но только у наиболее высокоорганизованного подсемейства — Clausiliinae. Ретрактор пениса, который верхним концом прикрепляется к нижней стенке легкого — диафрагме, в связи с закручиванием, значительную часть работы тратит на преодоление трения. В то же время диафрагма является сравнительно слабой опорой для втягивания пениса внутрь тела. Вот почему в пределах указанной группы происходит постепенное сокращение петли из пениса и восходящего колена семяпровода, вытягивание мужских половых путей вдоль женских, редукция ретрактора пениса и передача производимой им работы ретрактору семеприемника, т. е. в конечном счете — колумеллярной мускулатуре.

У родов Idyla и Armenica та же цель осуществляется иначе. Здесь сохранился мощный ретрактор пениса, но он не связан с диафрагмой, а является ветвью заднего ретрактора.

Clausiliinae особенно четко отличаются от других подсемейств дифференциацией обеих частей семеприемника. Если у остальных групп как собственно семеприемник, так и его отросток сходны по форме и гистологическому строению, то у данного подсемейства они резко отличны друг от друга. Эти различия связаны с тем, что у этих моллюсков отросток служит только для образования секрета, а собственно семеприемник — лишь для принятия сперматофора. В связи с этим отросток стал очень узким, стенки его потеряли мускулатуру и соединительнотканную оболочку и образованы только однослойным железистым эпителием.

К разделению Clausiliidae на подсемейства

Первая попытка распределить все известные к тому времени роды по подсемействам была сделана Вагнером (1919—1920, 1922). По сути дела его классификация опиралась на особенности половой системы и радулы, так как в отношении раковин четких различий он не обнаружил. Автор разбивает Clausiliidae на следующие подсемейства [5]: Alopiinae, Cochlodininae, Phaedusinae, Clausiliinae, Mentissoideinae, Fusulinae.

Признавая обоснованность выделения первых четырех подсемейств (хотя ряд важных признаков автор не учел), мы не можем принять два последних.

Подсемейство Mentissoideinae было создано на основании изучения единственного вида, относимого в эту группу, — Mentissoidea litotes A. Schm. Вагнер совершенно справедливо заметил, что половая система этого моллюска лишена отростка семеприемника, т. е. органа, очень характерного для всех Clausiliidae. Вагнер заметил, что по всем остальным признакам этот моллюск очень сходен с Clausiliinae, тем не менее он счел возможным выделить его в особое подсемейство. Мы считаем, что создание этой группы по одному признаку, тем более отрицательного порядка, для одного вида является необоснованным, и, вслед за Тиле, относим род Mentissoidea в подсемейство Clausiliinae.

Что касается Fusulinae, то в эту группу Вагнер поместил виды, значительная часть которых обнаруживала различные комбинации признаков, как Alopiinae, так и Clausiliinae. Подобно первым, часть родов этой группы (Armenica, Acrotoma) имеет придаток пениса, рудиментарный бич и

[5] См. сноску 4.

однозубцовые срединный и боковые зубы. Подобно вторым, у некоторых родов (Fusulus, Graciliaria) происходит укорачивание петли из пениса и восходящего колена семяпровода и утолщение нисходящего колена. В то же время, в отличие от Clausiliinae (в понимании Вагнера), ретрактор глазного щупальца всегда происходит между пенисом и влагалищем.

Когда Вагнер сравнивал Fusulinae с Clausiliinae, он не учел, что наиболее важной чертой последних являются форма и строение отростка семеприемника. В этом отношении обе группы сходны и нет основания их разделять. Что касается положения ретрактора глазного щупальца по отношению к половым путям, то здесь обе группы связаны рядом переходов, вследствие чего разделение их является искусственным. Автор не обратил внимания и на то, что различия в форме зубов радулы, а также отсутствие или наличие придатка пениса связаны с различным образом жизни.

Главная слабость построения Вагнера заключается в том, что он не пытался найти морфо-функциональную зависимость между различными органами и поэтому не заметил того важного значения, которое имеет для классификации Clausiliidae связь половой системы с колумеллярной мускулатурой.

Тиле (1929—1933), не вдаваясь в объяснения, отнес всех Fusulinae и Mentissoideinae в подсемейство Clausiliinae и слил Alopiinae с Cochlodininae. В итоге автор разделяет все семейство на следующие подсемейства: Phaedusinae, Neniinae, Clausiliinae и Cochlodininae.

Мы не можем согласиться со слиянием Cochlodininae с Alopiinae и считаем их самостоятельными группами. Для первых характерно, что семеприемник имеет свой ретрактор, для вторых — отсутствие этого ретрактора

С указанной поправкой можно принять систему, предложенную Тиле, но, в отличие от данного автора, который считал, что подсемейства в основном отличаются друг от друга ареалами, мы можем дать их характеристику по ряду анатомических признаков. Единственным исключением пока остаются Neniinae, так как в настоящее время нам известна анатомия лишь двух видов, которые не обнаруживают существенных отличий от Phaedusinae.

Ниже даем краткую характеристику каждого подсемейства.

1. Подсемейства Phaedusinae и Neniinae. Семеприемник сливается с женскими половыми путями вблизи от половой клоаки, в связи с чем яйцевод очень длинный, а влагалище короткое. Отросток семеприемника не уступает последнему по ширине и впадает в него на значительном расстоянии от его нижнего конца. Петля мужских половых путей хорошо развита, а ретрактор глазного щупальца проходит между пенисом и влагалищем.

2. Подсемейство Alopiinae. Семеприемник впадает в женские половые пути на значительном расстоянии от половой клоаки, вследствие чего яйцевод сравнительно короткий, а влагалище длинное. У большинства видов пенис имеет придаток и бич. В остальном, как и предыдущие группы.

3. Подсемейство Cochlodininae. План строения такой же, но к нижнему концу семеприемника присоединяется особая ветвь левого ретрактора — ретрактор семеприемника. Пенис без придатка, но с бичом.

4. Подсемейство Clausiliinae. Отросток семеприемника впадает в последний близ его нижнего конца и дифференцируется в особый орган, функционирующий как железа. В связи с этим он имеет вид очень узкой, тонкостенной трубки, стенки которой образованы только слоем кубического или плоского эпителия. Мужские половые пути в пределах группы претерпевают последовательный ряд изменений от обычного плана строения с петлей и диафрагмальным ретрактором до потери петли и ретрактора. В последнем случае ретрактор глазного щупальца лежит в стороне от половых путей и с ними не перекрещивается.

К вопросу о происхождении Clausiliidae

В отношении того, какие семейства Stylommatophora филогенетически наиболее близки к Clausiliidae, существует две точки зрения.

Вагнер (1921) сближает наших моллюсков с Pupillidae и Enidae. В защиту этого он выдвигает следующие доводы: 1) внутренняя скульптура устья раковины этих групп располагается приблизительно в одном порядке; 2) первый тип строения радулы встречается во всех трех семействах; 3) половая система отличается простотой организации (женские пути без придаточных органов) и вытянутостью семеприемника.

Тиле придерживается в общем тех же взглядов, но склонен на основании сходства в половой системе сближать Clausiliidae с Chondrulinae (Enidae).

С нашей точки зрения, главная слабость позиций обоих авторов заключается в том, что они для доказательства родства между названными семействами оперируют признаками, характерными не только для этих моллюсков. В самом деле, наиболее важным доводом служило некоторое сходство в расположении складок и пластинок замыкательного аппарата Clausiliidae с зубами Pupillidae и Enidae. Между тем во всех их семействах Stylommatophora, где раковина имеет зубы, последние располагаются приблизительно в том же порядке.

Такая закономерность связана со сходством функции этих образований (см. выше).

Что касается радулы, то оба типа, характерные для Clausiliidae, встречаются не только в названных двух, но и во многих других растительноядных семействах.

Особенно трудно устанавливать родство в пределах названного отряда по признакам половой системы. В самом деле, отсутствие женских придаточных органов, вытянутость семеприемника характерны для многих других семейств отряда, особенно тех, которые имеют высокую раковину. В свою очередь такие части полового аппарата, как отросток семеприемника и придаток пениса, тоже, по-видимому, возникли в разных семействах совершенно независимо.

В заключение критики взглядов Вагнера и Тиле отметим, что утверждение о происхождении Clausiliidae от Chondrulinae неверно еще и потому, что последние появились в конце третичного периода, в то время как первые известны начиная с верхнего мела. Кроме того, Chondrulinae является сухолюбивой группой, в то время как Clausiliidae — исключительно влаголюбивые животные. Предположить же, что влаголюбы произошли от сухолюбов, с нашей точки зрения, совершенно невозможно.

Оценивая систематическое положение Clausiliidae, мы, вслед за Пилсбри (H. A. Pilsbry, 1901), Бетгером (C. R. Boettger, 1926) и Венцем (W. Wenz, 1938), в первую очередь обращаем внимание на форму почки и мочеточника. Дело в том, что эти органы в пределах Stylommatophora изменяются слабее других и, по-видимому, значительно меньше зависят от образа жизни, чем раковина, радула и даже половая система. У наших моллюсков почка сильно вытянута. От ее нижнего конца отходит наверх первичный мочеточник, который затем дает изгиб вниз и переходит во вторичный мочеточник, тянущийся вдоль задней кишки к анальному отверстию.

Согласно классификации Stylommatophora, предложенной Пилсбри, Clausiliidae по строению выделительной системы относятся к группе Sigmurethra, куда вместе с ними входят многие другие семейства того же отряда. Что касается Pupillidae и Enidae, то они принадлежат к другой группе — Orthurethra. Среди Sigmurethra к нашим моллюскам наиболее близки как по раковине, так и по анатомии Bulimulidae, Urocoptidae, Cerionidae и Megaspiridae. Вместе они образуют надсемейство Bulimulacea. Внешне наибольшее сходство с Clausiliidae обнаруживают Megaspiridae —

они имеют высокую, у некоторых родов веретеновидную, раковину, состоящую из большого числа оборотов, причем внутри последнего имеются пластинки и складки. К сожалению, кроме радулы, строение их органов еще не изучено. Но зато оно хорошо известно для остальных названных семейств. Наиболее важным является то, что среди всех Sigmurethra половая система этих семейств, как и Clausiliidae, выделяется отсутствием женских придаточных органов — мешков любовных стрел, специальных желез и др.

Несколько слов об условиях, в которых происходило формирование Clausiliidae. Большинство современных представителей этой группы, особенно Phaedusinae, обитают на деревьях или гниющих стволах. Сравнительно меньшее число видов обитает на скалах и совсем немного — в лиственной подстилке.

Во всех случаях наши моллюски питаются либо лишайниками, либо грибной флорой, развивающейся на растительном перегное.

При обитании на деревьях и скалах раковина бо́льшую часть времени свисает вниз, и животное тратит минимум сил на удержание ее. Характерно, что те немногие виды, которые бо́льшую часть жизни проводят на почве, отличаются короткой приземистой раковиной.

Из сказанного можно сделать вывод, что возникновение всего семейства связано с обитанием над почвой, причем сначала на деревьях и лишь позднее — на скалах.

В настоящее время основная масса видов обитает во влажных тропиках. В частности, почти целиком там распространены наиболее примитивные подсемейства — Phaedusinae и Neniinae. Характерно, что в тропических областях большинство видов населяет горные леса с умеренным или холодным климатом. Так, Лосьес (F. E. Loosjes, 1953) указывает, что в Индонезии на равнинах обитают только три вида, а в горах на высоте 650—2500 *м* над ур. м. — 43 вида и подвида. Следовательно, Clausiliidae тропических областей избегают сильной жары и при высокой влажности могут обитать в сравнительно холодном климате. Тот же вывод напрашивается при рассмотрении распространения данного семейства на Кавказе.

Отсюда мы делаем вывод, что вся группа возникла в горных лесах с влажным, но не жарким климатом. Тот факт, что виды, утерявшие клаузилий, как правило, не встречаются в горных лесах и обычны в лесах приморских равнин с влажным и теплым климатом, подтверждает высказанную мысль.

Переход к обитанию над почвой привел к увеличению угрозы высыхания для моллюсков, так как они оказались под интенсивным воздействием воздушных течений. В связи с этим произошло сужение последнего оборота и образование клаузилия. Пластинки, особенно нижняя и субколумеллярная, могли быть получены от предков еще до возникновения клаузилия, так как они служат для фиксации раковины на спине животного. Остальные части замыкательного аппарата возникли либо как дополнение к клаузилию (полулунная и палатальные складки), либо для защиты дыхательного канала от давления остальных органов (главная складка).

О том, как, с нашей точки зрения, шла дальнейшая эволюция данного семейства, было сказано в разделе, посвященном связям строения половой системы с колумеллярной мускулатурой и раковиной. Отметим только, что Phaedusinae и Neniinae являются самыми примитивными группами. Alopiinae и Cochlodininae представляют собой следующие этапы усложнения организации.

Наиболее высокоорганизованной группой являются Clausiliinae, так как именно в этой группе развитие замыкательного аппарата и сужение последнего оборота раковины оказали наиболее глубокое влияние на внутреннее строение тела.

ЛИТЕРАТУРА

Лихарев И. М., и Раммельмейер Е. С., 1952. Наземные моллюски фауны СССР. Определители, Изд. Зоол. ин-та АН СССР, 43.

Boettger C. R., 1926. Systematic and geographical notes on Clausiliidae, Arch. Naturgesch., 1925, Abt. A, 5.

Boettger O., 1877. Clausilienstudien. Palaeontographica, N. F., Suppl. III.

Brandt R. A., 1956. Zur Clausilienfauna der Cyrenaika, Arch. Molluskenkunde, 85.

Edlauer E., 1941. Die ontogenetische Entwicklung des Verschlussapparates der Clausilien, untersucht an Herilla bosniensis, Z. wiss. Zool., 155, 2.

Ehrmann P., 1926. Zur Systematik der Clausiliiden, besonders der ostasiatischen, Sitzungsber. naturforsch. Ges. Leipzig, 49—52.

Fuchs A. und Käufel F., 1936. Anatomische und systematische Untersuchungen an Land- und Süsswasserschnecken aus Griechenland und von den Inseln des Ägäischen Meeres, Arch. Naturgesch., N. F., 5.

Habe T., 1940. Taxonomy of Japanese Clausiliidae (I), Venus, Tokyo, 10.—1943. On three species of Clausiliid Snails from China and Formosa, Japan. J. Malacol., 13, 1/4.

Hesse P., 1925. On the anatomy of some Clausiliidae, Proc. Malacol. Soc. London, 16.

Kimakowitz-Winnicki M., 1914. Clausilium. Eine monographische-physiologische Studie, Zool. Jb. Syst., 37.

Loosjes F. E., 1953. Monograph of the indo-australian Clausiliidae (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae, Phaedusinae), Beaufortia, 3, 31.

Mandahl-Barth G., 1951. The anatomy and systematic position of the Clausiliid genus Boettgeria, Proc. Malacol. Soc. London, 28.

Pfeiffer K. L., 1955—1956. Die Albinarien des Dodekanes, (Moll., Clausiliidae), Arch. Molluskenkunde, 84, 85.

Pilsbry H. A., 1901. On the zoological position of Patula and Achatinella, Proc. Acad. Nat. Sci, Philadelphia, 1900.

Thiele J., 1929—1933. Handbuch der systematischen Weichtierkunde, Jena.

Vest W., 1867. Über den Schliessapparat der Clausilien, Verh. Mitt. Siebenbürg. Ver. Nat., Hermannstadt, 18.

Wagner A., 1919—1920. Zur Anatomie und Systematik der Clausiliiden, Nachr. Bl. deutsch. malakozool. Ges., 51, 52.—1921. Ueber die zeitliche Entwicklung der Clausiliiden und deren Beziehungen zu anderen Gruppen der Stylommatophoren, Arch. Molluskenkunde, 53.—1922. Ergänzungen und Erläuterungen zur Systematik der Clausiliiden, Ann. Zool. Mus. Polon. Hist. Nat., 1.

Wenz W., 1938. Gastropoda, I, Handb, d. Paläozool., 6.

Zilch A., 1953. Landschnecken aus Peru, Arch. Molluskenkunde, 82.

MORPHO-FUNCTIONAL ANALYSIS OF CLAUSILIIDAE ORGANIZATION AND CERTAIN PROBLEMS OF THEIR TAXONOMY AND PHYLOGENY

I. M. LIKHAREV

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

The peculiarities of the shell in Clausiliidae, both its shape, dimensions and close apparatus, are adjusted to the main task, i. e. to the protection of the body against drying. The shell considerably affects internal organs. The height of the columellar muscle depends on that of the shell. The narrowing of the last shell whorl strongly affects genital system and causes the shift of spermatheca basis and vagina lengthening. In connection with this phenomenon, spermathecal retractor appeared. Besides that, the same factors brought about the change of the shape and topography of male ducts in highly organized Clausiliinae. Clausiliidae may be divided into 5 subfamilies: Phaedusinae, Neniinae, Alopiinae, Cochlodininae, Clausiliinae. Characteristics of the anatomy of each subfamily is presented.

The structure of the excretory system shows this family to belong to the group Sigmurethra. Among the latter, Bulimulacea is the closest to Clausiliidae.

Clausiliidae appeared by the end of Mesozoic era in the mountainous forests with very damp and mild climate. Characteristic features of this group were formed under the effect of its life on the trees. This is closely connected with the increasing necessity to protect themselves from drying.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 5

ОБ ЭВОЛЮЦИИ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ СВЯЗЯХ COCCOIDEA (INSECTA, HOMOPTERA)

Н. С. БОРХСЕНИУС

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

Настоящая статья посвящена вопросам эволюции червецов и щитовок и их филогенетическим взаимоотношениям.

Полиморфизм самцов, самок и личинок является весьма характерной чертой Coccoidea, он резко выражен не только в пределах подотряда, но даже и в пределах ряда семейств. Наиболее специализированные представители внешне мало или очень мало похожи на более примитивные формы той же группы. Многообразие форм объясняется приспособлением кокцид к жизни в крайне разнообразных условиях. Полиморфизм выражен сильнее всего у самок, так как именно самки первые приспосабливаются к жизни в новых условиях среды. Поэтому у самок возникают морфологические черты, которые впоследствии проявляются и у личинок. Эволюция самцов в основном носит подчиненный характер. Изменения в строении тела самцов, жизнь которых более коротка и протекает без питания, связаны с изменением строения тела самок и приспособлением последних к новым условиям среды.

Полиморфизм в пределах семейств особенно характерен для биологически прогрессивных групп Coccoidea, к которым относятся: Margarodidae, Pseudococcidae, Eriococcidae, Asterolecaniidae, Coccidae и Diaspididae.

В морфологических изменениях самок Coccoidea можно различить черты, характерные для представителей большинства семейств группы, связанные с общим характером эволюции Coccoidea, и черты, характерные для отдельных, часто небольших, групп кокцид, связанных с приспособлением их к жизни в определенных экологических условиях, иногда в весьма ограниченных рамках.

К наиболее общим направлениям в изменениях строения тела самок кокцид относятся: изменения строения анального кольца (в сторону упрощения), уменьшения числа брюшных дыхалец, изменения в строении усиков и ног (уменьшение числа члеников, редукция и полное их исчезновение), изменения в строении желез наружного покрова тела, выделяющих секреты, которые покрывают тело самок и их яйца. Развитие желез идет по пути появления новых структур более специализированного назначения. К специализации наиболее общего порядка относится также гипертрофическое увеличение тела самок после последней линьки, которое резко выражено у многих групп и, вероятно, является одной из общих для кокцид форм борьбы за существование.

У самок наиболее примитивных групп кокцид анальное кольцо широкое, с большим числом пор и хорошо развитыми щетинками, например у Ortheziidae (надсемейство Archaeococcoidea) или у большинства Pseudococcidae (надсемейство Neococcoidea). По мере специализации аналь-

ное кольцо уменьшается в размере, сужается, уменьшается число пор, как, например, у Greenisca Borchs. (семейство Eriococcidae), и щетинок; затем поры исчезают совсем (Ehrhornia Ferris, семейство Pseudococcidae), уменьшается число и размер щетинок, как, например, у Kermococcidae или у Rhodococcus Borchs. (семейство Coccidae); наконец, анальное кольцо превращается в узкий склеротизированный ободок, как, например, у Diaspididae или Asterodiaspis Sign. (семейство Asterolecaniidae), который у некоторых видов Asterodiaspis Sign. исчезает почти совсем. Многие ступени упрощения анального кольца, вплоть до его исчезновения, легко проследить в пределах семейства Asterolecaniidae. У некоторых представителей подсемейства Monophlebinae анальное кольцо видоизменилось в анальную трубку.

Брюшные дыхальца в процессе эволюции большинством кокцид утрачены; они наблюдаются лишь у самок наиболее примитивных современных кокцид.

По мере специализации различных групп кокцид наблюдаются такие явления, как уменьшение числа члеников усиков, которых у примитивных самок 11 (многие Monophlebinae), у специализированных групп меньше, а у некоторых кокцид всего один. Например, в пределах семейства Pseudococcidae самки примитивного рода Phenacoccus Ckll. имеют девятичлениковые усики, самки рода Pseudococcus Westw. — восьмичлениковые, самки Ripersia Sign. — семи-, шести- и пятичлениковые, наконец, самки Antoninini — трех-, двух- и одночлениковые усики. Происходит и упрощение строения ног, в результате которого сначала уменьшаются размеры и число отделов ног, затем наступает превращение ног в нерасчлененный бугорок и, наконец,— момент их полного исчезновения. Так же, по мере специализации, происходит и уменьшение числа церариев и числа спинных устьиц, характерных для мучнистых червецов (семейство Pseudococcidae и т. п.).

В процессе эволюции самок кокцид наблюдается вторичное упрощение организаций ряда органов, количественные изменения органов в сторону уменьшения их числа. Таким образом, в развитии этих насекомых отмечаются ясные картины процесса олигомеризации гомологичных органов.

Изменения в строении желез протекают, по нашему мнению, следующим образом. Наиболее примитивны те железы, которые открываются на поверхности наружного покрова тела дисковидными порами, называемыми дисковидными железами, в отличие от более специализированных — трубчатых желез, открывающихся на поверхности тела удлиненным цилиндрическим протоком.

Наиболее примитивным дисковидным железам свойственны сложные поры, состоящие, например, из двух-трех или четырех центральных ячеек и ряда ячеек по периферии, так называемые многоячеистые железы (многие червецы надсемейства Archaeococcoidea). Более специализированным группам кокцид свойственны упрощенные многоячеистые железы, поры которых состоят из одной центральной и нескольких периферических ячеек или нескольких (часто пяти) периферических ячеек, без центральной (многие червецы и щитовки надсемейства Neococcoidea) и, наконец, трехъячеистые железы без центральной ячейки, свойственные многим мучнистым червецам (семейство Pseudococcidae).

Специализация трубчатых желез, по нашему мнению, происходит в направлении удлинения цилиндрических протоков и уменьшения числа склеротизированных ободков от двух до одного (семейство Diaspididae).

Более частные направления в изменениях строения тела самок, свойственные отдельным ветвям кокцид, представляющим родственные семейства группы, и особенности в развитии самок отдельных семейств, триб и родов, мы рассмотрим в каждом случае отдельно.

Сравнительно-морфологические исследования самцов кокцид еще

недостаточны. Те небольшие данные, которыми мы располагаем в настоящее время, помогают судить о степени специализации кокцид лишь в пределах высших систематических единиц (A. Balachowsky, 1942, 1948; Борхсениус, 1956, стр. 549—551).

К наиболее общим биологическим направлениям в эволюции кокцид относится стремление червецов и щитовок к переходу от растительной полифагии и стенофагии к монофагии. Это стремление выражено у представителей всех семейств, а у некоторых групп уже достигло наивысшего предела, как у Apiomorphidae, Kermococcidae, Phoenicococcidae и у других более мелких систематических групп — Antoninini или Trabutina March., Matsucoccus Ckll. и многих других.

Специализация в отношении кормовых растений у кокцид далеко не ограничивается родом или видом растения. Она во всех семействах кокцид очень ясно выражена по отношению к определенным частям растений, например жизни на верхней или на нижней поверхности листьев, на тонких веточках, ветках и стволах, корнях, в галлах, коре и древесине растений. Сравнительно немногие современные виды кокцид способны жить и питаться на всех частях растений.

Для специализированных кокцид весьма характерна скученная жизнь. Как правило, представители этих групп живут на растениях большими колониями. Среди специализированных видов наблюдается наибольшее число вредных для культурных растений форм.

Сравнительно-морфологические, физиологические и биологические исследования современного видового состава Coccoidea позволяют предположить, что исходная группа предков кокцид дала две ветви: надсемейство Archaeococcoidea и надсемейство Neococcoidea [1].

НАДСЕМЕЙСТВО ARCHAEOCOCCOIDEA

Насекомые, представляющие надсемейство Archaeococcoidea, в различной мере сохранили примитивные признаки. Они делятся на обособленные семейства: Ortheziidae, Phenacoleachiidae и Margarodidae. Объединение этих семейств в одно надсемейство обосновано наличием общих примитивных морфологических признаков, как-то: характер хетотаксии и воскоотделяющих желез, наличие брюшных дыхалец у самок и фасеточных глаз у самцов.

Семейство Ortheziidae

Ortheziidae представляют собой небольшую группу наиболее примитивных кокцид, насчитывающую приблизительно 90 видов, которые объединены в 11 родов.

Самки семейства свободно передвигаются, их жизнь не связана с определенной частью какого-либо растения и даже с одним растением. Они могут посещать многие растения, меняя место питания.

Морфологически представители семейства также занимают обособленное положение в отряде вследствие наибольшего числа примитивных черт, к которым относятся прекрасно развитые брюшные дыхальца, анальное кольцо с порами и щетинками, глаза, усики и ноги.

Основной особенностью в эволюции Ortheziidae, видимо, является развитие своеобразного приспособления для защиты и переноса самками яиц в виде крепких восковых пластинок, прикрепленных к брюшку насекомых и защищающих со всех сторон находящиеся между ними яйца. В таком твердом яйцевом мешке самки переносят яйца и даже отродившихся личинок (рис. 1).

---

[1] В этой статье более подробно разобраны червецы надсемейства Neococcoidea, особенно те семейства, которые представлены в Палеарктике.

Распространение большинства видов Ortheziidae во всех частях света носит островной, реликтовый характер. Это обстоятельство, а также бедность видами и родами, говорят о вторичном сужении ареала и ослаблении процессов видообразования.

Семейство Phenacoleachiidae

Семейство представлено одним видом — Phenacoleachia zealandica (Mask.) из Новой Зеландии, живущим на Podocarpus, Cupressus и Fagus.

Phenacoleachiidae, судя по числу члеников усиков самок (11), форме усиков, ног и характеру хетотаксии, весьма примитивны и близки к Monophlebinae, в то же время примитивному строению анального кольца очень близки к Ortheziidae. Поэтому, несмотря на отсутствие у самок брюшных дыхалец, а у самцов фасеточных глаз, мы считаем данное семейство одним из наиболее примитивных среди кокцид и относим его к надсемейству Archaeococcoidea.



Рис. 1. Orthezia insignis Dougl., самка с яйцевым мешком (по Борхсениусу, 1950)

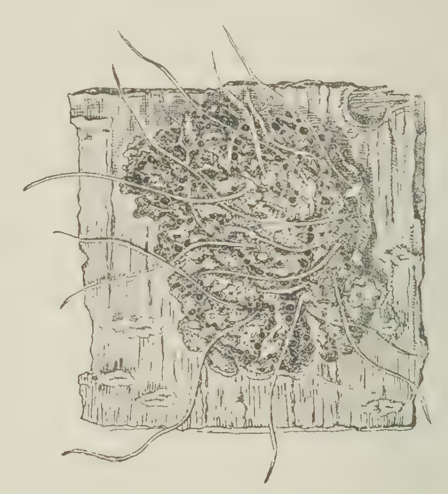


Рис. 2. Xylococcus japonicus Oguma, колония на стволе ольхи (оригинал)

Семейство Margarodidae

Margarodidae, в отличие от Ortheziidae и Phenacoleachiidae, представляют собой довольно значительную по численности группу, приблизительно насчитывающую 300 видов, принадлежащих к многочисленным родам и пяти подсемействам. Феррис (G. F. Ferris, 1957) делит группу на два семейства: Margarodidae и Monophlebidae. В процессе эволюции, вследствие паразитического образа жизни в крайне разнообразных экологических условиях, среди представителей семейства возникло много отклонившихся в различных направлениях, сильно специализированных полиморфных форм, обнаруживающих между собой глубокие различия. Например, наиболее примитивные Monophlebinae живут и свободно передвигаются на растениях (Drosicha Walk.), в то время как специализированные виды живут в коре и даже в древесине (рис. 2) в особых восковых камерах (Xylococcus Loew) или в почве (Neomargarodes Green и др.).

К общим направлениям в развитии представителей группы относятся почти полная или полная утрата самками примитивного анального кольца.

У некоторых червецов этой группы анальное кольцо сохранилось в виде узкого склеротизированного анального полукольца (например, у Margarodes Guild.), у многих других анальное кольцо видоизменилось, и возникло новообразование в виде более или менее хорошо развитой анальной трубки (например, у Gueriniella Fern. или Monophlebulus Ckll.) с порами или без пор. Самки некоторых родов утрачивают брюшные дыхальца, у других снижается их число и они уменьшаются в размерах. Например, у представителей рода Porphyrophora Brandt имеются лишь две пары маленьких брюшных дыхалец.

У самцов наблюдается полная утрата крыльев, хитинового скелета груди и, наконец, сложных глаз (например, у самцов рода Stomacoccus Ferris).

Распространение Margarodidae охватывает все части света. В Палеарктике семейство представлено наиболее бедно. Margarodidae, несомненно, прогрессивны, о чем говорит наличие, параллельно с примитивными родами, большого числа специализированных.

НАДСЕМЕЙСТВО NEOCOCCOIDEA

Пути эволюции представителей надсемейства Neococcoidea весьма разнообразны. Для подтверждения этого достаточно указать только на одну функцию организма — обмен, в результате которого у Neococcoidea наблюдаются, например, крайне разнообразные выделения, покрывающие тело самок и личинок. Историческое развитие представителей группы шло различными путями и темпами, поэтому трудно говорить об общих закономерностях и дать причинное объяснение отделения Neococcoidea от Archaeococcoidea. Морфологически Neococcoidea объединяются двумя весьма важными, хотя и отрицательными признаками — отсутствием у самок брюшных дыхалец, а у самцов — фасеточных глаз. Кроме этого, для Neococcoidea весьма характерны высокоразвитые железы наружного покрова тела, выделяющие секреты, покрывающие тело самок и их яйца.

Neococcoidea, по нашему мнению, развивались в семи направлениях, следовательно, они дали семь ветвей, представляющие собой 13 современных семейств кокцид.

Род Cylindrococcus Maskell, вероятно, относится к семейству Eriococcidae, не представляя собой особого самостоятельного семейства (семейство Cylindrococcidae).

К наиболее древним Neococcoidae, вероятно, относятся те червецы, которые сохранили более примитивные признаки. Эти червецы представляют три ветви — три современных семейства: Stictococcidae, Dactylopiidae и Apiomorphidae. Эти семейства мы рассматриваем как более примитивные, несмотря на то, что каждое из них высоко специализировано морфологически и биологически. Развитие этих семейств шло различными путями, и каждое из них представляет собой самостоятельную ветвь червецов.

Четвертая ветвь включает три современных семейства: Pseudococcidae, Eriococcidae и Kermococcidae.

Пятая ветвь также представляет три в значительной мере специализированных семейства: Asterolecaniidae, Coccidae и, возможно, Aclerdidae. К этой же ветви, вероятно, относится и семейство Beesoniidae.

К шестой ветви относится одно семейство червецов — Lacciferidae. Развитие представителей этого семейства шло по совершенно обособленному пути, поэтому эти насекомые представляют самостоятельную ветвь.

Седьмая ветвь представляет три наиболее специализированных семейства кокцид: Conchaspididae, Phoenicococcidae и Diaspididae, которые, в отличие от всех прочих кокцид — червецов, мы называем щитовками.

Первая ветвь

Семейство Stictococcidae. Маленькая группа, представленная 13 видами, принадлежащими к одному роду Stictococcus Ckll., распространена в Эфиопской области.

Самки группы сильно специализированы. Вероятно, благодаря открытому, малоподвижному и неподвижному образу жизни, самки выработали специфическое защитное приспособление в виде уплотнения наружного покрова верхней поверхности тела. В результате этого уплотнения старые самки Stictococcus Ckll. внешне очень напоминают ложнощитовок рода Rhodococcus Borchs. и некоторые виды рода Eulecanium Ckll. Анальное отверстие у самок и личинок смещено в среднюю часть верхней поверхности тела; анальное кольцо подверглось редукции. Волоски, щетинки и шипы тела самок и особенно личинок I стадии по характеру имеют много общего с такими же образованиями у самок и личинок некоторых Margarodidae. Самцы по форме стилуса (Stictococcus multispinosus Newst.) также приближаются к наиболее примитивным группам кокцид, как, например, Monophlebinae или Pseudococcidae.

Несмотря на высокую специализацию формы и наружных покровов тела самок, анального отверстия самок, усиков самок и самцов, хетотаксия самок и личинок, а также форма стилуса самцов, позволяют рассматривать эту группу как одно из наиболее примитивных семейств среди Neococcoidea.

Весьма ограниченный ареал, бедность видами и некоторые примитивные черты строения тела говорят, что это реликтовая, вымирающия ветвь Coccoidea.

Вторая ветвь

Семейство Dactylopiidae. Семейство представлено шестью видами, относящимися к роду Dactylopius Costa. Характерной особенностью в распространении представителей этого семейства являются широкие разъединения ареалов: четыре вида известны из Сонорской подобласти Неарктической области и Неотропической области, по одному виду известно из Эфиопской и Индо-Малайской областей[2].

Возможно, к этому же семейству относится также червец Iberococcus andalusicus Gom.=Men. из Испании.

Dactylopiidae свойственны более примитивные, чем многим другим Neococcoidea, дисковидные железы наружного покрова тела. Многие другие морфологические признаки, как, например, строение анального кольца, усиков и ног, носят специализированный характер. Особенностью образа жизни является приуроченность представителей семейства к кактусам.

Островное распределение, преимущественно в тропическом поясе, бедность видами и монофагия говорят о вторичном сужении ареала этого семейства и постепенном его вымирании.

Третья ветвь

Семейство Apiomorphidae. Небольшая группа, объединяющая свыше 60 видов, относящихся к нескольким родам. Распространена преимущественно в Австралии и Новой Зеландии на эвкалиптах. Морфологически и биологически высоко специализирована и занимает обособленное положение в надсемействе. Обнаруживает остатки примитивного строения анального кольца, кроме того, у самок отсутствуют трубчатые

---

[2] Страны, в которые эти червецы были завезены в целях разведения, здесь не учитываются.

железы, что сближает этих червецов с более древними группами кокцид.

В отличие от прочих Coccoidea, развитие защитных приспособлений у представителей этого семейства пошло по пути галлообразования (рис. 3). Эта особенность эволюции Apiomorphidae обусловила своеобразные морфологические черты группы.

Четвертая ветвь

Эта ветвь червецов представлена тремя семействами, из которых два — Pseudococcidae и Eriococcidae — в Палеарктике представлены многочисленными видами. Значительное число этих насекомых приурочено



Рис. 3. Apiomorpha bäuerleni Frogg., галлы на ветке эвкалипта, справа — продольный разрез через галл (по Rübsaamen, 1894)

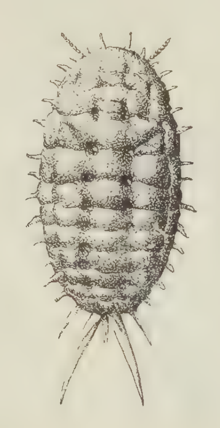


Рис. 4. Pseudococcus gahani Green, самка (по Борхсениусу, 1949)

к травянистой растительности и принадлежит к наиболее молодым формам, вероятно, возникшим в последний геологический период. Третье семейство — Kermococcidae — представлено небольшим числом видов, приуроченных к дубам.

Семейство P s e u d o c o c c i d a e в мировой фауне представлено приблизительно 900 видами, принадлежащими к многочисленным родам; распространено всесветно.

Условия обитания самок и личинок чрезвычайно разнообразны: живут на надземных и подземных частях растений, открыто — на поверхности растений или под защитой коры, стеблей (между стеблями), под влагалищем листьев; некоторые специализированные формы живут в яйцевых мешках.

Весьма характерным морфологическим признаком семейства являются спинные устьица самок, открывающиеся в полость тела и служащие для выделения наружу капли окрашенной жидкости, быстро отвердевающей на воздухе, которая выделяется самками при приближении врагов. Появление спинных устьиц, вероятно, связано с открытым образом жизни самок и личинок и отсутствием у наиболее примитивных из них защитных покровов, кроме порошковидного воска (рис. 4).

Развитие защитных покровов самок протекает по двум направлениям. У наиболее примитивных представителей семейства Pseudococcidae тело самок и личинок покрыто тонким слоем порошковидного (мучнистого) воска; эти самки выделяют яйцевые мешки только в период яйцекладки. К второй группе принадлежат некоторые специализированные роды, самки которых выделяют войлокообразные яйцевые мешки, частично или полностью покрывающие тело (Coccurini).

Специализация Pseudococcidae идет интенсивно и в различных направлениях; многие из них приспосабливаются к условиям жизни в новой среде. Например, некоторые мучнистые червецы почти всю жизнь проводят на стеблях под влагалищем листа [Phenacoccus phenacoccoides (Kir.) и др.]; у самок этих насекомых тело удлиняется, уплощается, ноги и усики становятся непропорционально маленькими, по сравнению с размером тела, видоизменяются и частично исчезают восковые покровы; ряд Pseudococcidae приспособился к жизни в почве, у этих форм хорошо развиты усики и ноги, некоторые из них (Rhizoecus Künck.), как и многие другие почвенные животные, потеряли глаза.

В связи с изменениями условий жизни наблюдаются и изменения в составе и расположении по телу желез, например сокращается число церариев.

Некоторые специализированные виды вторично теряют войлокообразные яйцевые мешки. К этой группе относятся Antoninini, самки которых приспособились к жизни на стеблях под влагалищем листьев или у разветвлений стеблей растений под землей. Они достигли высокой морфологической специализации, их тело в большинстве случаев полностью лишено сегментации или частично сегментировано, а форма тела иногда приобретает причудливые очертания, в зависимости от тех частей растений, на которых живет та или иная особь. Вследствие подвижного и скрытого или полускрытого образа жизни, эти насекомые частично или полностью утратили глаза, спинные устьица и ноги; усики у них редуцировались. Исчезновение спинных устьиц — специфического образования мучнистых червецов — можно объяснить тем, что они перестали быть необходимыми при скрытом образе жизни.

Самцы Pseudococcidae достигли различных степеней специализации, в отдельных случаях приобрели такую же форму тела, как и самки: наблюдаются виды с развитыми крыльями и ясным расчленением тела на голову, грудь и брюшко; бескрылые, но еще сохранившие форму тела крылатых видов (род Macrocerococcus Leon.) и, наконец (представители рода Pseudorhizoecus Green) живущие в почве бескрылые, лишенные глаз и ясного расчленения тела на голову, грудь и брюшко.

Наружный половой аппарат самцов семейства имеет примитивную форму, внешне сходен с таковым самцов Archaeococcoidea.

Pseudococcidae, наравне с примитивными, свободно передвигающимися в течение всей жизни видами, содержит многочисленные сильно специализированные формы. Основным направлением в развитии специализированных форм является приспособление к жизни на стеблях злаков, в частности под влагалищем листьев, к жизни в почве и в специально выделенных яйцевых мешках. У самцов наблюдается частичная или полная потеря крыльев, потеря скелета груди и слияния отделов тела.

Pseudococcidae — одно из наиболее прогрессивных семейств подотряда, у которого ярко выражена дивергенция (адаптивная радиация). Последняя особенно подчеркивается наличием в составе Pseudococcidae эндемичных родов и видов, приспособленных к жизни в крайне разнообразных условиях.

Семейство Eriococcidae объединяет свыше 200 видов, принадлежащих к многим родам; распространено во всех частях света.

Представители семейства живут на различных растениях, на всех их частях, как надземных, так и подземных. Вполне развитые самки находятся в яйцевых мешках (рис. 5); обнаруживают тенденцию к постепенной атрофии ног, усиков и анального кольца, которые у наиболее специализированных форм редуцированы, а ноги вовсе отсутствуют (Cryptococcus Dougl.).

Тело самцов ясно расчленено на отделы, передние крылья развиты, наружный половой аппарат примитивного типа.

Обнаруживают общие черты с представителями семейства Pseudo-

coccidae в строении анального кольца самок, стилуса самцов, а также в образе жизни некоторых из них (Coccurini).

Группа мало изученная; численность видов, вероятно, в несколько раз превосходит указанную цифру 200. Несомненно, так же как и Pseudococcidae, является прогрессивной группой. В фауне Европейско-Сибирской подобласти Палеарктики представлена многочисленными видами.

Семейство Kermococcidae — небольшое семейство, состоящее приблизительно из 60 видов, принадлежащих к одному роду Kermococcus Silv. Группа распространена в Голарктике (большинство видов) и Индо-Малайской области (три вида).

Kermococcidae занимают обособленное положение в надсемействе, но сходство новорожденных личинок группы и представителей семейства Eriococcidae, а также некоторые общие черты имаго обоих семейств, дают основания предполагать, что Kermococcidae являются ветвью Eriococcidae, а исключительная приуроченность к дубам говорит о сравнительно позднем выделении их в самостоятельную группу. Эволюция Kermococcidae представляется нам следующим образом.

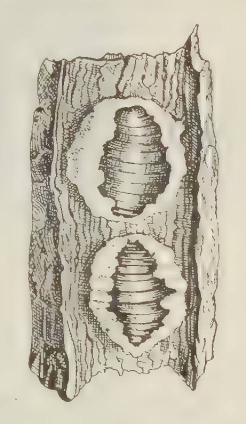


Рис. 5. Gossyparia spuria Mod., самки (по Борхсениусу, 1949)

Самки и старшие личинки гипотетических предков Kermococcidae, вероятно, были заключены в войлочные защитные мешки (так называемые яйцевые мешки), сверху закрывающие их тело так, как это наблюдается, например, у современных представителей рода Pseudochermes Nitsche (семейство Eriococcidae). В дальнейшем, по мере адаптации, у предков Kermococcidae увеличивались плодовитость и размер тела самок. В связи с сильным разрастанием тела самок в период, предшествующий яйцекладке, войлокообразный защитный покров тела, выделенный личинками старшей стадии и молодыми самками, становился недостаточным по объему. На одном из этапов эволюции самок группы защитные мешки перестали вмещать тело вполне развитых насекомых и начали лопаться, как, например, у современных самок рода Gossyparia Sign. Однако, в отличие от Gossyparia Sign., у гипотетических предков Kermococcidae яйцевой мешок, вероятно, лопался не сверху вдоль тела, а снизу по периферии.

Верхняя поверхность тела, лишенная защитных покровов, со временем, видимо, стала уплотняться, чтобы служить компенсационным защитным приспособлением, как это наблюдается у самок современных представителей родов Mediococcus Kir. или Coccura Šulc (семейство Pseudococcidae). В дальнейшем верхняя поверхность тела самок Kermococcidae достигла той плотности, которая наблюдается у современных представителей этого семейства.

Войлокообразные восковые защитные покровы свойственны и современным личинкам самок, нимфам самцов и самкам Kermococcidae. У самок эти покровы, видимо, наблюдаются только в первое время — после линьки личинки на самку. Затем покровы отпадают, либо остаются лежать сбоку или сверху, покрывая ничтожную часть тела, и, таким образом, полностью теряют свое первоначальное назначение.

В результате эволюции самки увеличились в размере, по сравнению со своими предками, и приобрели шаровидную или почковидную форму тела (рис. 6). Одним из последствий постепенного уплотнения и затвердения наружного покрова верхней поверхности тела, а также приобретения шаровидной формы тела, явилось смещение анального отверстия на более эластичную нижнюю сторону тела. Одновременно, вероятно, редуцировались анальное кольцо и анальные дольки. Анальное кольцо сильно сократилось в размере, утратило поры и щетинки. Щетинки анального

кольца, если и наблюдаются у современных представителей группы, то значительно меньшего размера, по сравнению со щетинками родственных им Eriococcus auct. Анальные дольки полностью или почти полностью исчезли; у некоторых видов они различимы только по редуцированным вершинным и подвершинным щетинкам, которые, как, например, у Kermococcus vermilio (Planch.), находятся на гладком участке наружного покрова тела.



Рис. 6. Kermococcus corticalis Nass., самки (по Борхсениусу, 1953)

Полная потеря подвижности еще гипотетическими предками Kermococcidae обусловила постепенную утрату самками и личинками самок старшей стадии глаз и ног. Самки и старшие личинки самок Kermococcidae стоят на пути полной утраты ног. Так, некоторые представители группы вовсе не имеют ног [Kermococcus vermilio (Planch.)], у других ноги редуцированы, в таких случаях отдельные отделы ног слиты [Kermococcus quercus (L.)], у третьих все отделы ног развиты, но они сильно укорочены [Kermococcus roboris (Fourcr.)].

Вероятно, в связи с тем, что самки семейства Kermococcidae крепко прикреплены к поверхности кормового растения, у них, так же как у самок рода Eulecanium Ckll. (семейство Coccidae), грудные дыхальца сильно увеличились в размере.

Удлинение полового аппарата самцов мы рассматриваем как вторичное явление, сопряженное с высокоспециализированной формой тела самки. Мы допускаем, что удлинение полового аппарата самцов Kermococcidae происходило в связи с приобретением самками этого семейства шаровидной формы тела, независимо от самцов Coccidae, Diaspididae и других семейств.

Kermococcidae намного моложе остальных Neococcoidea, однако высокая морфологическая и физиологическая специализация самок, возможно, является тормозом дальнейшего расцвета группы и интенсивного видообразования.

Пятая ветвь

По совершенно особому пути пошло развитие представителей пятой ветви. Эти червецы в значительной мере специализированы и объединены в четыре современных семейства: Asterolecaniidae, Coccidae, Aclerdidae и Beesoniidae.

Самым характерным в эволюции этой ветви было развитие и совершенствование способа прикрепления самок и личинок к поверхности кормового растения, в результате которого возникла краевая складка, резко разделяющая тело на дорсальную и вентральную поверхности, а в связи с ней развитие краевых волосков и шипов, дыхальцевых шипов и ряда других морфологических особенностей, характеризующих представителей этих семейств. В результате дальнейшей эволюции, обусловленной новыми условиями окружающей среды, некоторые червецы частично или даже почти полностью утратили часть характерных для этой ветви морфологических признаков.

Семейство Asterolecaniidae. Известно свыше 250 видов, принадлежащих к многочисленным родам. Распространены всесветно. Дивергенция группы сильно развита. Представители семейства живут в крайне разнообразных условиях, вследствие этого специализация многих форм протекает в различных направлениях.

Самки заключены в защитные покровы; безногие или с редуцированными ногами и усиками.

Несмотря на наличие защитных покровов, самки довольно плотно прилегают к поверхности кормового растения; многие из них (Asterolecanium

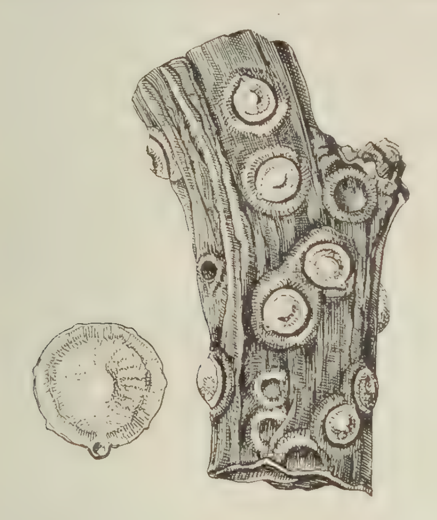


Рис. 7. Asterodiaspis mimus Russ., колония самок на ветке дуба (по Борхсениусу, 1949)



Рис. 8. Rhodococcus turanicus (Arch.), самки (по Борхсениусу, 1948)

auct.) на коре растений вызывают образование кольцевидных опухолей, в центре которых, в ямке, находится тело насекомых. Краевая складка тела не сильно выражена, а некоторыми формами она вторично утрачена (Asterolecanium Targ., Asterodiaspis Sign. и др.); наблюдаются также развитые дыхальцевые бороздки и иногда — дыхальцевые шипы.

Развитие защитных покровов самок идет по двум направлениям. У представителей более примитивных родов защитные покровы — это продукты секреторных желез (например, у Pollinia Targ. или Cerococcus Comst.). У самок специализированных родов защитными покровами служат шкурки личинок, сброшенные во время линек (например, у Asterodiaspis Sign., рис. 7). Эволюция самок этого семейства идет по пути дальнейшей и интенсивной редукции органов тела: наблюдается постепенное упрощение анального кольца, которое уменьшается в размере, исчезают входящие в его состав дисковидные поры, укорачиваются анальные щетинки, и уменьшается их число, а у наиболее специализированных форм они исчезают совершенно; отсутствует анальная трубка; анальное отверстие перемещается с дорсальной поверхности тела на вентральную; исчезают остатки редуцированных ног; уменьшается число члеников усиков, усики становятся редуцированными и все меньшего размера; происходят изменения в строении желез (например, парные железы сливаются) и иногда появляется боковой склеротизированный выступ.

Asterolecaniidae весьма прогрессивны и находятся в периоде интенсивного видообразования.

Семейство C o c c i d a e. Число известных видов в этом семействе приближается к 900, они распространены во всех частях света и живут в самых разнообразных условиях.

В эволюции Coccidae наиболее характерным является сильное развитие складки по краю тела (рис. 8), которая разделяет его на вентральную и дорсальную поверхности, а также развитие краевых шипов и волосков,

при помощи которых самка прикрепляется к поверхности кормового растения. С развитием краевой складки, вероятно, появилась анальная щель, разделяющая задний конец брюшка на две части, и, видимо, почти полностью исчезла сегментация тела, которая у большинства самок намечается лишь в средней части нижней поверхности тела. У более примитивных родов семейства (Lecanopsis Targ., Eriopeltis Sign. и др.) краевая складка и анальная щель развиты слабо.

Наиболее характерный морфологический признак Coccidae — анальная щель — у личинок некоторых примитивных родов появляется в I или даже во II стадии (Lecanopsis Targ., Didesmococcus Borchs.). У этих насекомых брюшко до появления анальной щели, как и у личинок I стадии многих других семейств червецов, заканчивается двумя анальными дольками, выступающими по бокам анального кольца и несущими длинную анальную щетинку. Анальное кольцо несколько впячивается внутрь тела, в результате чего образуется анальная трубка, а анальные дольки ложатся рядом и сверху прикрывают образовавшуюся анальную трубку; с этого времени анальные дольки превращаются в так называемые анальные пластинки. У личинок, заключенных в защитные (яйцевые) мешки, усики и ноги, так же как у самок, редуцированы.

Сходство в строении заднего конца брюшка личинок I стадии примитивных родов Coccidae (Lecanopsis Targ., Didesmococcus Borchs.) и некоторых Eriococcidae, а также Kermococcidae, говорит о родственных связях представителей этих семейств.

У самцов семейства Coccidae тело ясно разделено на голову, грудь и брюшко; самцы обычно крылаты, но половой аппарат сильно удлинен, как у многих высокоспециализированных групп Coccoidea.

Семейство A c l e r d i d a e — небольшая группа, представленная приблизительно 50 видами, объединенными в три рода. Распространены во всех частях света.

Специализация самок семейства Aclerdidae, благодаря своеобразным условиям жизни этих червецов на стебле под влагалищем листьев злаков, пошла по особому пути. Самки Aclerdidae приобрели уплощенное тело, очертания которого даже в пределах вида могут быть различными; исчезла сегментация тела; усики стали редуцированными, ноги исчезли. Личинки старшей стадии самкообразны. Самцы (Aclerda berlesei Buffa) с небольшими, слабыми крыльями или бескрылые, со слабо развитой среднегрудью, по-видимому, стоят на пути полной потери крыльев и потери ясного расчленения тела на голову, грудь и брюшко.

Небольшое число видов и всесветное распространение Aclerdidae позволяют сделать заключение о большом консерватизме этого семейства. Темпы видообразования группы крайне низки, что, вероятно, можно объяснить скрытым образом жизни самок в почти не изменяющейся обстановке и высокой морфологической специализацией, что, несомненно, препятствовало дифференциации форм.

Семейство Beesoniidae очень невелико; к нему в настоящее время относится всего два вида рода Beesonia Green. Это новое семейство, описанное Феррисом (G. F. Ferris) в 1950 г., распространено в Бирме и Китае, в провинциях Юньнань и Гуандунь.

Представители семейства очень сильно специализированы. Наблюдается сильное разрастание головного отдела, составляющего основную массу тела. Грудные дыхальца расположены на заднем конце тела, вблизи анального отверстия. Усики и ноги отсутствуют у самок и у личинок III и II стадии. Личинки I стадии также сильно специализированы; имеют трехчлениковые усики, но обладают хорошо развитыми ногами. Уже в I стадии наблюдается разрастание головного отдела тела.

Beesoniidae, возможно, имеет общие корни с Asterolecaniidae и Coccidae. Это предположение основывается на наличии у личинок I стадии парных желез.

Шестая ветвь

Семейство L a c c i f e r i d a e представлено 47 видами, объединенными в семь родов. Распространение группы носит циркумтропический характер. Эволюция этих червецов, вероятно, уже очень рано шла изолированно от других Neococcoidea. Консерватизм семейства, вероятно, следует объяснять высокой морфологической физиологической специализацией самок, суживающей возможности дальнейшего видообразования.

Седьмая ветвь

Эта ветвь представляет три наиболее специализированных семейства кокцид — семейства щитовок Conchaspididae, Phoenicococcidae и Diaspididae.

Наиболее характерным в эволюции этой ветви было развитие своеобразного покрова самок и личинок в виде щитка, прикрывающего их тело. Щиток этих насекомых, как правило, плоский (рис. 9); он является продуктом секреторных желез. У многих щитовок (у части Phoenicococcidae и у всех Diaspididae) в его состав входят также и шкурки, сброшенные, личинками во время линек. Щиток сгладил громадное разнообразие условий среды, в которых протекала жизнь представителей группы, и определил развитие этих насекомых, достигших высокой морфологической специализации.



Рис. 9. Aspidiotus hederae Vall., щитки самки, самца и личинок (по Борхсениусу, 1948)

Семейство C o n c h a s p i d i d a e представлено 19 видами, отнесенными к двум родам (Conchaspis Ckll. и Fagisuga Lindgr.). Распространение группы ограничено тропическим поясом и несколькими пунктами южного полушария.

Conchaspididae наиболее примитивны среди щитовок и, вероятно, представляют собой остатки древней вымирающей группы, имеющей общие корни с наиболее высокоспециализированными щитовками семейства Phoenicococcidae и семейства Diaspididae.

Щиток Conchaspididae менее сложен, состоит только из секреторных выделений и не имеет в своем составе личиночных шкурок. Самки сохранили более примитивные черты в строении брюшка: они не имеют развитого пигидия, им свойственны усики, глаза, ноги и двухчлениковый хоботок. Самцы, так же как самцы других групп щитовок, имеют удлиненный наружный половой аппарат.

Семейство P h o e n i c o c o c c i d a e — небольшое примитивное семейство щитовок, насчитывающее 22 вида, относящихся к семи родам. Распространено в тропической и субтропической зонах земного шара. Более примитивные роды приурочены к пальмам, более специализированные — к двудольным растениям; самки этого семейства, так же как самки семейства Diaspididae, с редуцированными усиками, безногие, однако пигидий не развит или примитивного характера; некоторые формы сохранили в значительной мере редуцированное анальное кольцо. Самки ряда видов, в отличие от самок Diaspididae, имеют три личиночные стадии. У некоторых форм, например у самок рода Anceраspis Ferris, развит щиток, напоминающий щиток Diaspididae, он с одной личиночной шкуркой и развитым пупарием. Самцы Phoenicococcidae специализированы в большей мере, чем

самцы Diaspididae, они бескрылые и тело их неясно расчленено на голову, грудь и брюшко.

Семейство **Diaspididae** — самое специализированное и в то же время самое богатое видами семейство кокцид, к которому относится приблизительно 1500 видов, принадлежащих к многочисленным родам. Распостанено всесветно; представлено большим разнообразием форм как в тропическом и субтропическом поясах земного шара, так и в районах умеренного климата.

Личинки и самки живут под щитком на воздушных и подземных частях различных растений; многие из них приурочены к хвойным, хвойниковым, цикадовым и папоротникам, однако наибольшее разнообразие видов наблюдается на покрытосеменных растениях.

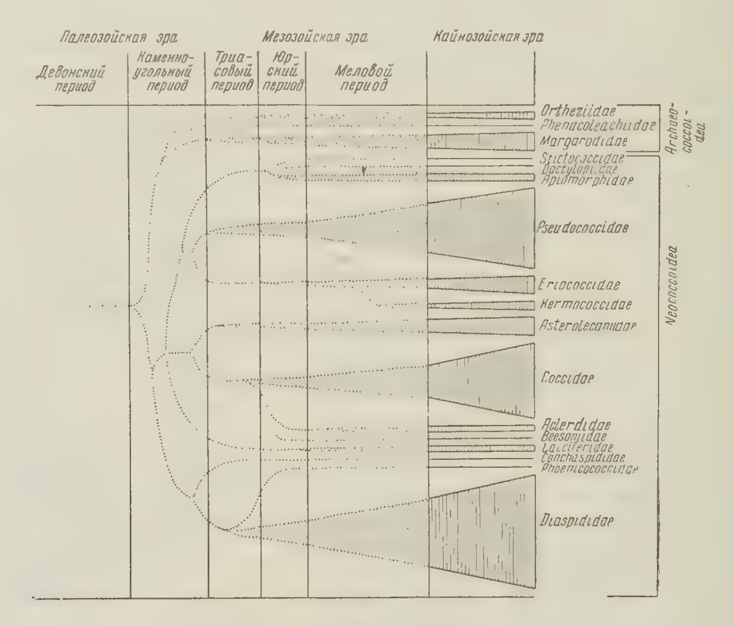


Рис. 10. Схематическое изображение взаимоотношений семейств Coccoidea (оригинал)

Самки и личинки достигли высокой морфологической специализации. Щиток, под которым они живут, начинают выделять личинки I стадии сразу после того, как присосутся к растению, и с этого времени самки и их личинки теряют подвижность на всю жизнь. Личинки II стадии (у самок она и последняя) приобрели те же морфологические признаки, что и самки.

Наиболее характерной чертой в эволюции самок и личинок Diaspididae является развитие пигидия и цилиндрических желез.

У наиболее примитивных родов самки и личинки не имеют пигидия, как, например, у Xanthophthalma concinnum Ckll. et Parr., или имеют слабо развитый пигидий, как у представителей рода Adiscodiaspis March. Чем выше специализированные щитовки, тем сложнее пигидий. У ряда видов более высокоспециализированных щитовок, например Aonidia Targ. или Cryptoparlatoreopsis Borchs., наблюдаются новые ступени в эволюции группы. Во время последней линьки самка не сбрасывает с себя шкурки личинки II стадии, а остается лежать внутри нее, в так называемом пупарии. Пупарий очень плотный, сильно склеротизирован и обычно закрывает тело самки со всех сторон; самки, заключенные в пупарии, не выделяют

секрета, идущего на постройку щитка, они утратили полностью или частично цилиндрические железы.

Между самками двух групп родов, сбрасывающих во время линьки вторую личиночную шкурку и не сбрасывающих, существуют переходные формы. К таким, например, относятся виды рода Parlatoria Targ., имеющие очень крупных личинок II стадии и, соответственно с этим, очень крупную вторую личиночную шкурку в составе щитка. К следующим более специализированным формам могут быть отнесены самки рода Lopholeucaspis Balach., которые целиком покрыты сверху второй личиночной шкуркой, но не имеют еще нижней поверхности пупария.

Дальнейшие исследования путей эволюции группы, несомненно, объяснят еще много вопросов, оставшихся неясными, и внесут коррективы в настоящее исследование.

Взаимоотношения семейств в нашем понимании схематически изображены на рис. 10. Расширением ветвей вверх мы показываем расцвет той или иной группы в настоящее время.

ЛИТЕРАТУРА

Борхсениус Н. С., 1956. К вопросу о путях эволюции Coccoidea. (Insecta, Homoptera), Зоол. ж., т. XXXV, вып. 4.

Balachowsky A., 1942. Essai sur la classification des cochenilles (Homoptera—Coccoidea), Ann. École Nat. Agric. Grignon, ser. 3, t. III.—1948. Les cochenilles de France, d'Europe, du Nord de l'Afrique et du bassin méditerranéen, Actual. scient et industr., № 1054, Paris.

Ferris G. F., 1950. Report upon scales insects collected in China (Homoptera: Coccoidea), Pt. I, Microentomology, vol. XV, pt. 1.—1957. Notes on some little known genera of the Coccoidea (Homoptera), Microentomology, vol. XXIII, pt. 3.

ON THE EVOLUTION AND PHYLOGENIC INTERRELATIONS OF COCCOIDEA (INSECTA, HOMOPTERA)

N. S. BORCHSENIUS

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

The paper presented is dedicated to the problems of evolution of Coccoidea families and their phylogenic interrelations.

Polymorphism of males, females and larvae is a very characteristic feature of Coccoidea, drastically exhibited not only within the suborder but within some families as well. The appearance of the most specialized representatives is unsimilar to more primitive forms of the same group. Diversity of forms is due to the adaptation of Coccoidea to the existence in extremely various conditions. Polymorphism is the most strongly exhibited in females as it is just females who are the first to adapt to the existence under new environmental conditions. That is why new morphological features rise in females and then appear in larvae too. Evolution of males is essentially of subordinate character. Alterations of body structure in males the life cycle of which is shorter and proceeds without feeding are connected with alterations of body structure of females and of their adaptation to new environmental conditions.

To more general trends of body structure alterations in females belong those of the anal ring (towards its simplification), decrease of the number of spiracles, alterations of the structure of antennae and legs (decrease of the number of joints, their reduction and complete lacking), changes in the structure of tegumental glands the secrete of which covers both the body of female and its eggs. Development of glands proceeds through the rise of new structures of more specialized function. To the specialization of more general character belongs also hypertrophic increase of the body size in females after the last moult. This phenomenon is drastically ezhibited in many groups being probably, one of the common forms of the struggle for existence of Coccoidea.

In the process of evolution of Coccoidea females secondary simplification of the structure of a number of organs is observed, as well as quantitative changes of organs towards the reduction of their number. Thus in the development of the insects described clear pictures of the process of oligomerization of homologous organs are to be found.

Comparative morphological study of Coccoidea males is still insufficient.

To more general biological trends in Coccoidea evolution belongs their transition from the plant polyphagy and stenophagy to monophagy. This trend is expressed in representatives of all families and has attained the highest degree in some families, such as Apiomorphidae, Kermococcidae, Phoenicococcidae, and in smaller taxonomic groups, such as Antoninini or Trabutina March., Matsucoccus Ckll. and in many others.

We suppose the initial group of Coccoidea ancestors to have given two branches: superfamilies Archaeococcoidea and Neococcoidea.

The insects representing the superfamily Archaeococcoidea retained primitive features to a certain degree. This superfamily may be divided in isolated families: Ortheziidae, Phenacoleachiidae and Margarodidae.

We held Neococcoidea to develop to 7 branches representing 13 recent Coccoidea families.

To more ancient Neococcoidea presumably belong such Coccoidea families which retained more primitive features: the first three branches are the families Stictococcidae, Dactylopiidae and Apiomorphidae. We regard these families as more primitive in spite of the fact that each of them is highly specialized both in morphological and biological aspects. Development of these families proceeded by different ways, and each of them represents an independent branch of mealybugs.

The fourth branch comprises 3 recent families: Pseudococcidae, Eriococcidae and Kermococcidae.

The fifth branch represents 3 families specialized to a considerable degree: Asterolecaniidae, Coccidae and, probably Aclerdidae. The family Beesoniidae, presumably, belongs to the same branch.

To the sixth branch belongs one family of mealybugs — Lacciferidae. The development of the representatives of this family proceeded by a completely isolated way, that is why these insects represent an independent branch.

The seventh branch represents 3 most specialized Coccoidea families, namely Conchaspididaets Phoenicococcidae and Diaspididae, which unlike all the other Coccids, mealybugs, are called scale insects.

Interrelations between the families, as we interpret them, are schematically shown in table 10. Broadening of branches upwards shows the flourish of a group up to the present time.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1958, том XXXVII, вып. 5

КОНЪЮГАЦИЯ У РАВНОРЕСНИЧНОЙ ИНФУЗОРИИ TRACHELOCERCA PHOENICOPTERUS COHN.

И. Б. РАЙКОВ

Кафедра зоологии беспозвоночных Ленинградского государственного университета

Ядерный аппарат некоторых низших Holotricha подвергается реорганизации при каждом делении особи. Эта реорганизация выражается в пополнении числа макронуклеусов за счет превращения в них продуктов деления микронуклеусов, т. е. носит характер эндомиксиса. В частности, у Trachelocerca phoenicopterus (Райков, 1955, 1956) макронуклеусы сливаются в своеобразное сложное ядро, внутрь которого попадают и все шесть микронуклеусов. При каждом делении инфузории сложное ядро разрывается на две половинки, а микронуклеусы делятся дважды. В результате число микронуклеусов в дочерней особи достигает 12. Половина последних превращается в зачатки макронуклеусов, так называемые плаценты. Плаценты сливаются между собой и с остатками материнского сложного макронуклеуса, снова образуя сложное ядро.

Явления пополнения числа неспособных к делению макронуклеусов за счет микронуклеусов при делении особи описаны также и у других низших Holotricha — Trachelocerca margaritata, T. dogieli (Райков, 1957), Loxodes (Россолимо, 1916; E. Fauré-Fremiet, 1954), Remanella и Centrophorella (E. Fauré-Fremiet, 1954).

Интересно отметить, что у всех названных видов при каждом делении имеет место возникновение макронуклеусов из микронуклеусов, происходящее у большинства других инфузорий только при половых процессах — конъюгации и автогамии. Поэтому исследование конъюгации у низших Holotricha приобретает особый интерес.

В настоящей работе описаны изменения ядерного аппарата при конъюгации морской литоральной инфузории Trachelocerca phoenicopterus (семейство Holophryidae). Литературных данных по конъюгации этого вида почти нет. Лишь в работе В. Лебедева (1909) имеются отрывочные сведения по этому вопросу, во многом, по-видимому, ошибочные и относящиеся, по всей вероятности, не к T. phoenicopterus, а к одному из многоядерных видов Trachelocerca (T. margaritata?). Каль (A. Kahl, 1927) наблюдал одну конъюгирующую пару T. phoenicopterus и дал краткое описание ее.

Изучение конъюгации у низших инфузорий могло бы пролить свет на некоторые важные вопросы, например на вопрос о мейозе и редукции хромосом у инфузорий и на вопрос о происхождении конъюгации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал по конъюгации T. phoenicopterus был собран в летние месяцы 1952—1955 гг. на литорали островов Белого моря, в пределах Кандалакшского заповедника. Пробы воды с грунтом (песком), взятые с литорали, просматривались под микроскопом в чашке Петри. Найденные конъюганты вылавливались пипеткой для дальнейших наблюдений. Конъюгация у T. phoenicopterus обладает ясно выраженным сезонным ха-

рактером и встречается в природе лишь в конце июля — начале августа (1952 г. — с 23 июля по 8 августа, 1953 г. — с 17 июля по 1 августа, 1954 г. — с 16 июля по 9 августа и 1955 г. — с 26 июля по 7 августа). Конъюгация не носит массового характера: обычно не более 5% особей находятся в состоянии конъюгации. Получить конъюгацию в условиях культуры не удалось.

Конъюгантов отсаживали в солонки и по достижении нужных стадий фиксировали. Этим же способом получали и эксконъюгантов, которых фиксировали через известное время после разъединения. Для фиксации мы применяли смеси Бенда, Шампи, Ценкера (с формалином), Шаудина, Буэна, Карнуа и сулему с уксусной кислотой. Заливка производилась по Петерфи, на целлоидиновых пластинках. Весь материал изучался на сериях срезов толщиной 4—5 μ. Для окраски срезов мы применяли железный гемотоксилин (в особенности после осмиевых фиксаторов), нуклеальную реакцию Фёльгена (после сулемовой фиксации) и метиловый зеленый — пиронин по Унна-Паппенгейму (после Ценкера и Карнуа).

Метод графических реконструкций по срезам дал нам возможность получить общую картину той или иной стадии с достаточной ясностью. Реконструкции (рис. 2, 5, 7, 8) выполнены с объективом 90× и окуляром 7. Рис. 3, 4, 6, 9, 10 сделаны с рисовальным аппаратом с объективом 90× и окуляром 15. Рис. 1 изготовлен без рисовального аппарата. Всего изучено на срезах около 550 конъюгирующих пар и 380 эксконъюгантов.

СОБСТВЕННЫЕ ДАННЫЕ

Прижизненные наблюдения

Особи, вступающие в конъюгацию, в первый момент прикрепляются друг к другу своими передними концами, т. е. ротовыми отверстиями (рис. 1, *а*). Именно такой способ соединения характерен для низших Gymnostomata с терминальным расположением рта (Prorodon — G. W. Tannreuther, 1926; Didinium — H. Prandtl, 1906). Однако вскоре конъюганты соединяются спинными сторонами, лишенным ресничного покрова, и располагаются параллельно друг другу (рис. 1, *б*). При этом они, повидимому, могут смещаться вдоль линии соединения в начале конъюгации, так как передние концы нередко оказываются у них на разных уровнях (рис. 1, *б*). Сложное ядро одной особи устанавливается в результате смещения точно против ядра партнера. Стадию конъюгации можно приблизительно определить прижизненно по просвечивающим ядрам (на рис. 1, *б*, вероятно, — 3-е деление созревания). Незадолго до образования пронуклеусов между конъюгантами, в средней части тела, образуется цитоплазматический мостик. Особи во время конъюгации не питаются, сократимость их сильно снижена. Движение сохраняется в полной мере.

Разъединение конъюгантов начинается с переднего и заднего концов тела; последним разъединяется участок тела в области цитоплазматического мостика (рис. 1, *в*). Длительность конъюгации — около 30 час., эксконъюгационного периода — около 12 час.

Особи, вступающие в конъюгацию, отличаются от «нейтральных» индивидов меньшими размерами и отсутствием пищевых включений. Размах изменчивости у них также меньше, чем у неконъюгантов. Ниже приведены результаты измерений длины тела «нейтральных» особей и ранних конъюгантов (см. таблицу).

Сравнение длины тела «нейтральных» особей и конъюгантов T. phoenicopterus

Год	Особи	Колич. измерений (n)	Пределы изменчивости μ (Lim)	Средн. арифметическое, μ ($M \pm m$)	Средн. квадратичное отклонение, μ (σ)	Достоверность различия (t)
1952	«Нейтральные»	96	530—1290	862∓15,8	153,0	5,4
1952	Конъюганты	80	540— 990	756∓11,5	103,3	
1953	«Нейтральные»	100	580—1300	922∓15,1	151,5	5,5
1953	Конъюганты	80	620— 980	822∓ 9,8	87,5	

Мы производили также измерения с целью выяснения наличия корреляции размеров конъюгантов, другими словами, хотели установить,

конъюгируют ли более крупные особи с более крупными, а мелкие — с мелкими, или же такой тенденции нет. Оказалось, что у T. phoenicopterus наблюдается ясно выраженная положительная корреляция размеров конъ-



Рис. 1. Конъюгация Trachelocerca phoenicopterus, прижизненно

а — соединение, *б* — средняя стадия, *в* — разъединение

югантов, являющаяся результатом какой-то избирательности спаривания. Коэффициент корреляции ($r \pm m_r$) равен для 1952 г. 90,3+2,9%, для 1953 г. — 82,6±5,0%. Причина этой корреляции остается пока неясной.

Преконъюганты

Ядерный аппарат особей, вступающих в конъюгацию, отличается от такового вегетативных особей отсутствием сложного ядра. Ядерный аппарат только что соединившихся конъюгантов представлен фрагментами сложного макронуклеуса (рис. 3, *А*, *фр*), шестью микронуклеусами (*ми*) и шестью зачатками макронуклеусов — плацентами (*пл*). Фрагменты сложного макронуклеуса содержат нуклеолы, окрашивающиеся пиронином, и небольшое количество фёльген-положительных хроматиновых зерен. Плаценты находятся на стадии хроматиновых зерен. В общем ядерный аппарат ранних конъюгантов соответствует ядерному аппарату только что разделившихся особей, у которых плаценты еще не успели слиться

в сложный макронуклеус (ср. Райков, 1955). По всей вероятности, последнее перед конъюгацией деление отличается тем, что после него не происходит слияния плацент в сложное ядро. Это — особое, прогамное деление, приводящее к образованию двух преконъюгантов, которые отличаются от вегетативных особей отсутствием сложного ядра и меньшими размерами. Последнее, вероятно, связано с тем, что преконъюганты не питаются и не растут после прогамного деления.

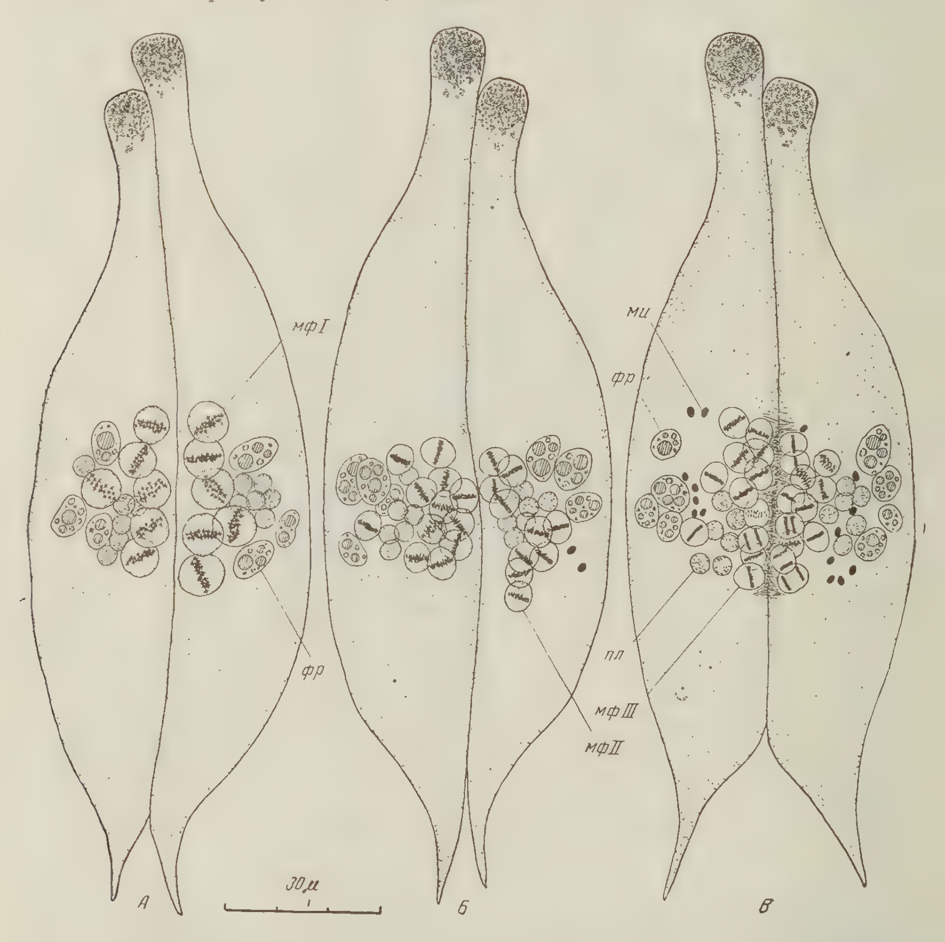


Рис. 2. Конъюгация T. phoenicopterus. *А* — метафазы первого деления созревания, *Б* — метафазы второго деления созревания, *В* — метафазы и анафазы третьего деления созревания

Реконструкции по срезам; *мф I*, *мф II*, *мф III* — метафазы первого, второго и третьего делений созревания, *ми* — микронуклеус, *пл* — плацента, *фр* — фрагмент сложного макронуклеуса

Вскоре после соединения конъюгантов микронуклеусы приступают к первому делению созревания. Плаценты преконъюганта сохраняются в течение всего процесса конъюгации (рис. 2, 5, 7 и др., *пл*) и дегенерируют лишь ко времени образования в эксконъюганте новых плацент. Фрагменты макронуклеуса также сохраняются в течение всей конъюгации в неизменном виде.

Деления созревания

Первое деление созревания (рис. 2, *А*, рис. 3) испытывают все шесть микронуклеусов раннего конъюганта. Профаза первого деления длится не менее 14 час. и является мейотической профазой.

Вначале микронуклеусы увеличиваются в объеме; хроматин их разрыхляется и приобретает губчатое строение. Далее внутри микронуклеуса, который достигает к этому времени 5 μ в диаметре, формируется очень тонкая фёльген-положительная спирема, сходная с лептотеновой стадией типичного мейоза. По-видимому, спирема состоит из многих независимых хромонем; свободные концы последних видны в большом количестве. Затем спирема смещается к одной стороне вздутого микронуклеуса, а на

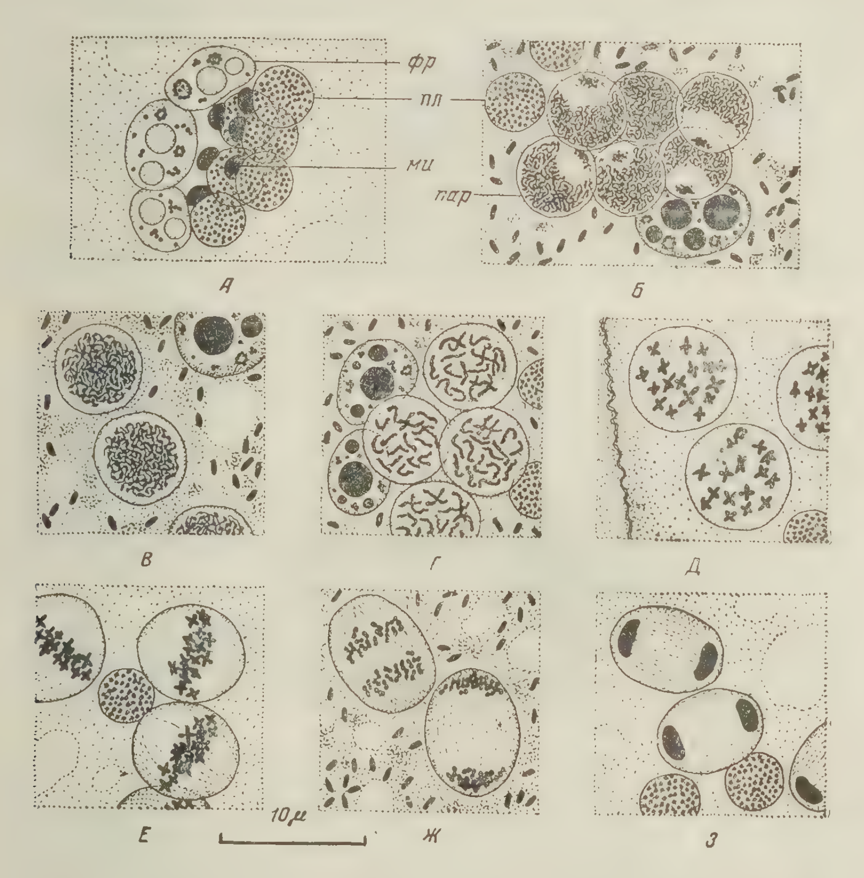


Рис. 3. Первое деление созревания. *А* — ядерный аппарат преконъюганта, *Б* — стадия парашюта, *В* — утолщение нитей спиремы, *Г* — пахитеновая стадия, *Д* — диакинез с тетрадами, *Е* — метафазы, *Ж* — анафазы, *З* — телофазы
Срезы 5 μ; *А*, *Д*, *Е*, *З* — Фёльген со светлым зеленым, *Б*, *В*, *Г*, *Ж* — железный гематоксилин; *фр* — фрагмент сложного макронуклеуса, *пл* — плацента, *ми* — микронуклеус, *пар* — стадия парашюта

другой становится заметной небольшая группа хроматиновых зерен, от которой к спиреме тянутся едва заметные фибриллы (рис. 3, *Б*). Эта стадия, соответствующая «стадии парашюта» профазы первого деления созревания многих других инфузорий, в то же время сильно напоминает стадию букета (синапсиса) метазойного мейоза, во время которой происходит попарное соединение гомологичных хромосом.

Поляризация спиремы вскоре пропадает, а нити ее начинают укорачиваться и утолщаться. Нередко они имеют узловатый вид (хромомеры?, рис. 3, *В*). Ввиду ничтожной толщины нитей спиремы не удается рассмотреть, являются ли они двойными. Диаметр микронуклеуса достигает в это время 6—7 μ. Наконец, нити спиремы укорачиваются настолько, что становится возможным их сосчитать (рис. 3, *Г*). На этой стадии, соответ-

ствующей пахитеновой стадии классического мейоза, в каждом микронуклеусе присутствует 17 таких нитей. Являются ли они двойными, пока по-прежнему установить не удается. Далее внутри каждого микронуклеуса формируется 17 ясно выраженных тетрад (стадия диакинеза, рис. 3, *Д*). Тетрады возникают, очевидно, путем дальнейшего укорочения хромосом пахитеновой стадии, частичного разъединения гомологичных хромосом и расщепления их на хроматиды. Отсюда можно заключить, что нити спиремы на всех стадиях после «стадии парашюта» были двойными.

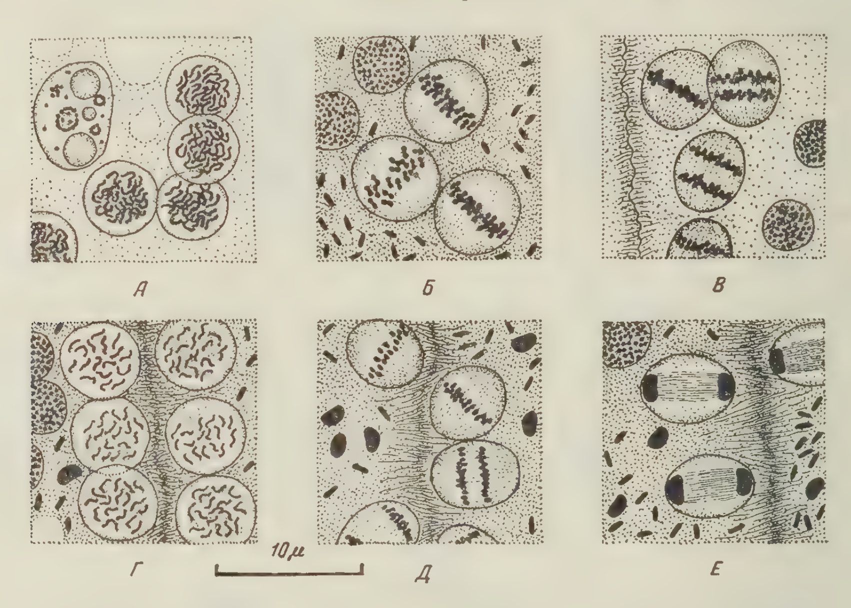


Рис. 4. Второе и третье деления созревания. *А* — профазы, *Б* — метафазы, *В* — анафазы второго деления созревания, *Г* — профазы, *Д* — метафазы и анафазы, *Е* — телофазы третьего деления созревания

Срезы 5 μ; *А*, *В* — Фёльген со светлым зеленым, *Б*, *Г*, *Д*, *Е* — железный гематоксилин

Стадия диакинеза (рис. 3, *Д*), наступающая одновременно во всех микронуклеусах обоих конъюгантов, является самой продолжительной. Диаметр оболочки микронуклеуса достигает 8 μ; иногда форма микронуклеуса бывает не шаровидной, а продолговатой. Тетрады беспорядочно разбросаны внутри оболочки. Они имеют, как правило, крестообразную форму; четыре палочковидных или овальных элемента одной тетрады соединены своими концами (рис. 3, *Д*). Тетрады дают ясно выраженную реакцию Фёльгена и окрашивают метиловым зеленым.

В метафазе первого деления созревания (рис. 2, *А*, 3, *Е*) тетрады, сближаясь, складываются в экваториальную пластинку. Форма веретена в метафазе почти шаровидная, без ясно выраженных нитей веретена. Центриоли ни разу не были замечены ни при делениях созревания, ни при делениях синкариона. Длина веретена 8—9 μ.

В анафазе (рис. 3, *Ж*) наблюдается лишь слабое удлинение веретен. Последние приобретают овальную форму, их длина достигает 9—10 μ. Тетрады разделяются на диады, состоящие из двух тесно прилегающих друг к другу овальных или округлых хроматиновых элементов. К каждому полюсу отходит по 17 диад (рис. 3, *Ж*). В телофазе первого деления созревания (рис. 3, *З*) на полюсах веретен формируются микронуклеусы, вступающие в фазу покоя. В результате первого деления созревания в каждом конъюганте образуется 12 микронуклеусов.

В о в т о р о м д е л е н и и с о з р е в а н и я (рис. 2, *Б*, рис. 4, *А*, *Б*, *В*)

участвуют обычно все 12 дериватов первого деления (рис. 2, *Б*, левый конъюгант). Реже делится лишь часть ядер, именно от 5 до 11 микронуклеусов (на рис. 2, *Б*, справа — 10 метафаз второго деления и два покоящихся микронуклеуса). Микронуклеусы, не участвующие во втором делении созревания, впоследствии дегенерируют.

В профазе второго деления созревания в микронуклеусах формируется фёльген-положительная спирема (рис. 4, *А*). Нити спиремы, т. е. хромосомы, здесь короче и толще, чем в ранней профазе первого деления; далее они еще более укорачиваются. В метафазе (рис. 2, *Б*, 4, *Б*) они имеют вид диад, приблизительно таких же, как и диады в анафазе первого деления. Число диад — 17; они составляют компактную экваториальную пластинку. Веретена второго деления, длиной 6—7 μ, имеют овальную форму. Иногда бывают видны очень тонкие нити веретена.

В анафазе второго деления созревания (рис. 4, *В*) к полюсам веретена расходятся по 17 одиночных овальных хромосом. Как и при первом делении, сильного вытягивания веретена в телофазе не наблюдается. После второго деления в каждом конъюганте образуется 17—24 покоящихся микронуклеуса, часть которых может быть дериватами второго, а часть — первого деления созревания.

Таким образом, у T. phoenicopterus имеет место довольно типичный мейоз. Мейотическая профаза приводит к образованию 17 тетрад. Первое деление созревания разделяет тетрады на диады, второе — диады на одиночные хромосомы. Очевидно, дериваты второго деления созревания гаплоидны. Однако неясно, происходит ли разъединение целых гомологичных хромосом при первом делении созревания, а хроматид одной хромосомы — при втором, или же наоборот. Поэтому неизвестно, какое из первых двух делений созревания является собственно редукционным.

Третье деление созревания (рис. 2, *В*, рис. 4, *Г*, *Д*, *Е*) всегда охватывает лишь часть микронуклеусов, образовавшихся после второго деления созревания. Число веретен третьего деления колеблется от пяти до 13, причем оно может быть резко различным в двух конъюгантах одной пары. Микронуклеусы, не участвующие в третьем делении созревания, сохраняются в цитоплазме довольно долго, обычно до четвертого деления синкариона, а потом дегенерируют. Это — большей частью дериваты второго, реже — первого деления созревания.

Микронуклеусы, приступающие к третьему делению созревания, увеличиваются в объеме, оболочка их, вздуваясь, отделяется от содержимого. Вначале хроматин становится зернистым, позднее обособляются одиночные нитевидные хромосомы (рис. 4, *Г*). Стадия спиремы не выражена; в профазе все 17 хромосом уже довольно короткие и легко поддаются подсчету. В метафазе хромосомы приобретают овальную форму и складываются в экваториальную пластинку (рис. 2, *В*, 4, *Д*). В анафазе к полюсам расходятся по 17 хромосом, т. е. третье деление созревания является эквационным. Размеры и форма веретен примерно такие же, как и при втором делении созревания. В телофазе нередко бывают видны нити веретена, соединяющие дочерние микронуклеусы (рис. 4, *Е*). Веретена третьего деления расположены обычно вплотную к границе соединения конъюгантов. Все прочие ядерные элементы (покоящиеся микронуклеусы, фрагменты сложного макронуклеуса и плаценты преконъюганта) лежат в глубине цитоплазмы.

Во время третьего деления созревания происходит растворение эктоплазмы конъюгантов на границе между ними, в районе расположения ядер. Между партнерами образуется цитоплазматический мостик. Он имеет волокнистую структуру и состоит из тонких тяжей плазмы, соединяющих партнеров (рис. 4, *Г*, *Д*, *Е*, рис. 6).

Микронуклеусы, образовавшиеся в телофазе третьего деления созревания, переходят в состояние покоя. В течение некоторого периода после третьего деления созревания все микронуклеусы — дериваты как третьего,

так и первого и второго делений созревания — имеют одинаковый вид. В это время ядерный аппарат конъюгантов представлен значительным количеством (24—36) покоящихся ядер типа микронуклеусов, а также фрагментами сложного макронуклеуса и плацентами, сохранившимися от преконъюгантов.

Динамика нуклеиновых кислот во время делений созревания мало чем отличается от таковой при вегетативных митозах (см. Райков, 1955, 1956). Пиронинофилия, свойственная покоящимся микронуклеусам, исчезает в профазе каждого из трех делений созревания и снова появляется в телофазе этих делений. Как уже отмечалось нами (1956), эта пиронинофилия связана, вероятно, с базофильными белками. Хромосомы первого, второго и третьего делений созревания содержат только ДНК. Пиронином они не окрашиваются. Веретёна не содержат нуклеиновых кислот. Заметных изменений в количестве РНК цитоплазмы и ядрышек фрагментов сложного макронуклеуса не происходит. Микронуклеусы — дериваты первого, второго и третьего делений созревания — дают несколько более слабую реакцию Фёльгена, чем микронуклеусы вегетативных особей. Возможно, что это связано с их гаплоидностью. Плаценты, сохраняющиеся от преконъюганта, содержат только ДНК в виде хроматиновых зерен.

Пронуклеусы

Часть микронуклеусов из числа дериватов делений созревания дифференцируется в пронуклеусы (рис. 5, *А* и 6, *А*, *пн*). У T. phoenicopterus в каждом конъюганте образуется значительное количество пронуклеусов, а именно от 7 до 22 (на рис. 5, *А* в левой особи — 12, в правой — 10 пронуклеусов). Это — исключительное среди инфузорий явление; у других видов никогда не образуется более двух пронуклеусов в конъюганте.

Очевидно, пронуклеусы образуются из микронуклеусов — дериватов третьего деления созревания. Хотя последние и не отличаются внешне от дериватов второго деления, они, как правило, лежат вблизи границы соединения конъюгантов, и именно эти микронуклеусы становятся пронуклеусами. В результате пронуклеусы также расположены вплотную к цитоплазматическому мостику между партнерами (рис. 5, *А*). Однако не исключена возможность, что некоторые пронуклеусы могут быть и дериватами второго деления созревания. Известно, что у Paramecium trichium пронуклеусы могут дифференцироваться как после третьего, так и после второго деления созревания (W. F. Diller, 1948).

Микронуклеусы, превращаясь в пронуклеусы, увеличиваются в размерах. Оболочка их отделяется от хроматина и достигает 3—3,5 μ в диаметре. Хроматин также сильно набухает, но сохраняет гомогенную структуру (рис. 6, *А*). Интенсивность реакции Фёльгена заметно ослабевает по сравнению с покоящимися микронуклеусами. Вероятно, это — результат увеличения объема ядра. Одновременно исчезает пиронинофилия, свойственная покоящимся микронуклеусам. Пронуклеусы окрашиваются по методу Унна-Паппенгейма в зеленый цвет, т. е. содержат только ДНК.

Микронуклеусы, не участвующие в дифференциации пронуклеусов (рис. 5, *А*, *ми*), сохраняют строение, характерное для покоящихся микронуклеусов. Размер их — 1,5—2 μ. Позже эти микронуклеусы дегенерируют. Как и микронуклеусы вегетативных особей, они содержат ДНК и неизвестное пиронинофильное вещество (не РНК). При окраске по Унна-Паппенгейму они становятся сине-фиолетовыми.

Вначале все пронуклеусы имеют одинаковый вид (рис. 5, *А*, 6, *А*). Однако через некоторое время часть их дифференцируется в мигрирующие пронуклеусы, а остальные становятся стационарными (рис. 5, *Б*, 6, *Б*). Последние не испытывают никаких изменений в своем строении. Они сохраняют сферическую форму, прежние размеры и окрашиваемость. Форма

мигрирующих пронуклеусов изменяется: на стороне, противоположной границе соединения конъюгантов, оболочка и содержимое их образуют вырост в виде короткого «хвоста». Размеры мигрирующих пронуклеусов такие же, как и стационарных. Хроматин сохраняет гомогенную структуру и бледно окрашивается по Фёльгену.

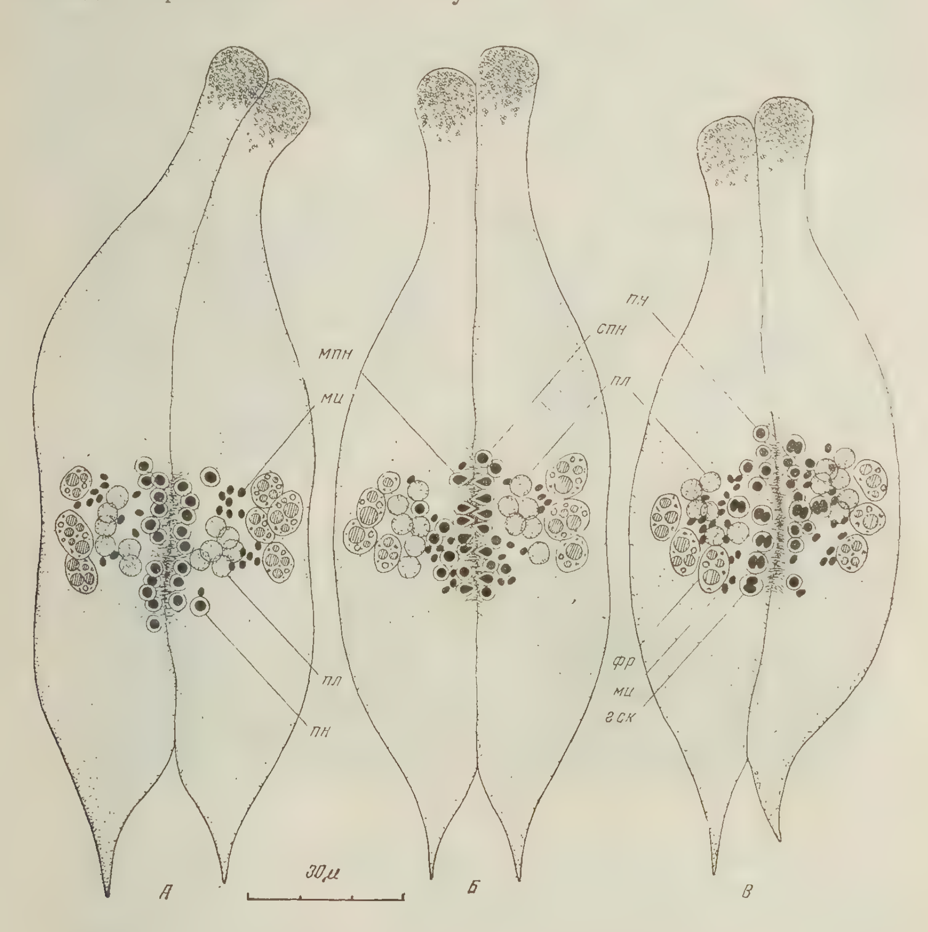


Рис. 5. Конъюгация T. phoenicopterus. *А* — стадия пронуклеусов, *Б* — обмен мигрирующими пронуклеусами, *В* — гономерные синкарионы

Реконструкции по срезам; *пн* — пронуклеус, *мпн* — мигрирующий пронуклеус, *спн* — стационарный пронуклеус, *г. ск* — гономерный синкарион, *мц* — микронуклеус, *пл* — плацента, *фр* — фрагмент сложного макронуклеуса

В одном конъюганте образуется от трех до шести мигрирующих пронуклеусов; число последних в двух конъюгантах одной пары может быть как равным, так и неравным. Число стационарных пронуклеусов обычно (но не всегда) превосходит число мигрирующих; их бывает от пяти до 13.

Переход мигрирующих пронуклеусов в партнера происходит одновременно в двух встречных направлениях. Этот обмен более чем одной парой мигрирующих пронуклеусов составляет наиболее замечательную черту конъюгации T. phoenicopterus. Пронуклеусы движутся своим закругленным концом вперед, а «хвостом» назад, раздвигая фибриллы цитоплазматического мостика. На рис. 5, *Б* и 6, *Б* изображена стадия, когда мигрирующие пронуклеусы (*мпн*) только что перешли в партнера, миновав мостик. На рис. 5, *Б* из каждой особи в партнера переходит по шесть мигрирующих пронуклеусов.

Перейдя в партнера, все мигрирующие пронуклеусы попарно сближаются со стационарными. В месте их соприкосновения оболочки мигрирующего и стационарного пронуклеусов сливаются (рис. 6, *В*). Центральные хроматиновые тельца обоих пронуклеусов остаются, однако, раздельными, т. е. наблюдается явление гономерии. В результате в каждом конъюганте образуется несколько пар пронуклеусов, из которых каждая окружена общей оболочкой (рис. 5, *В* и 6, *В, Г*). Такая пара пронуклеусов является гономерным синкарионом. Вначале еще можно различить, какой пронуклеус гономерного синкариона был стационарным, а какой мигрирующим, так как «хвост» последнего еще виден (рис. 6, *В*). Затем хроматин мигрирующего пронуклеуса округляется, и тогда все гономерные син-

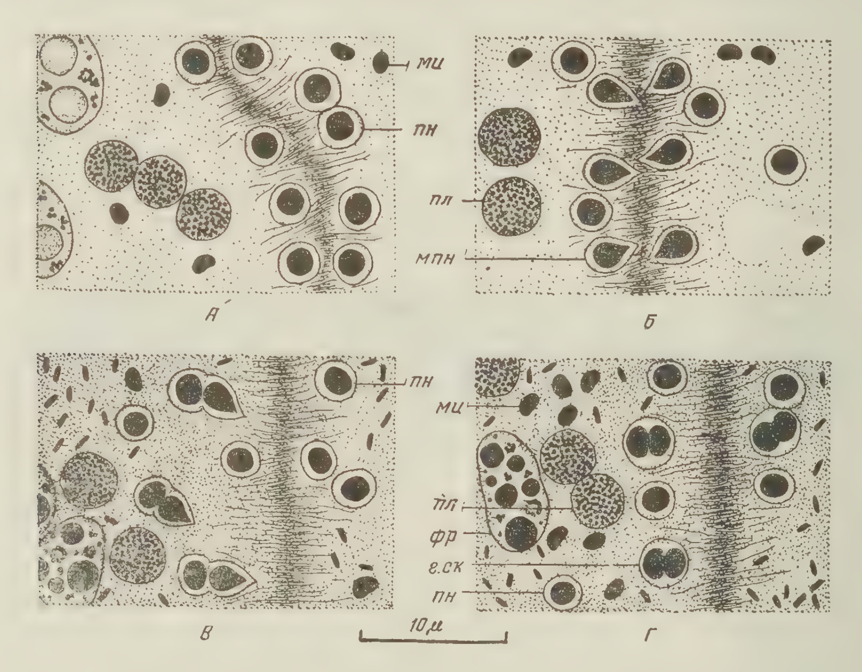


Рис. 6. Пронуклеусы. *А* — образование пронуклеусов, *Б* — обмен мигрирующими пронуклеусами, *В* — образование гономерных синкарионов, *Г* — гономерные синкарионы

Срезы 5 μ; *А, Б* — Фёльген со светлым зеленым, *В, Г* — железный гематоксилин, *пн* — пронуклеус, *мпн* — мигрирующий пронуклеус, *г. ск* — гономерный синкарион, *ми* — микронуклеус, *пл* — плацента, *фр* — фрагмент сложного макронуклеуса

карионы конъюгантов приобретают вид округлых пузырьков с двумя овальными хроматиновыми массами внутри (рис. 5, *В* и 6, Г, *г. ск*). Число гономерных синкарионов, образующихся в одном конъюганте, варьирует от двух до шести (на рис. 5. *В*, слева — пять, справа — три). Поскольку стационарных пронуклеусов обычно бывает больше, чем мигрирующих, некоторое количество их оказывается лишним; эти одиночные пронуклеусы дегенерируют.

Образование гономерных синкарионов не сопровождается изменением содержания в них нуклеиновых кислот. Подобно пронуклеусам, эти стадии содержат только ДНК и не окрашиваются пиронином. Окрашиваемость фрагментов сложного макронуклеуса и плацент, сохраняющихся еще со стадии преконъюгантов, по-прежнему не изменяется.

На стадии гономерных синкарионов (рис. 5, *В*) происходит разъединение конъюгантов. Дальнейшие ядерные изменения протекают уже в эксконъюгантах.

Синкарион и его деления

Ядерный аппарат конъюгантов непосредственно перед разъединением (рис. 5, *В*, 6, *Г*), а также ядерный аппарат ранних эксконъюгантов представлены следующими категориями ядер: а) несколькими гономерными синкарионами (рис. 5, *В*, 6, *Г*, *г. ск*); б) несколькими «лишними» пронуклеусами (*пн*); в) покоящимися микронуклеусами — дериватами делений созревания (*ми*); г) плацентами преконъюганта (*пл*); д) фрагментами сложного макронуклеуса (*фр*).



Рис. 7. Эксконъюганты T. phoenicopterus. *А* — дегенерация всех гономерных синкарионов, кроме одного, *Б* — первое деление синкариона, *В* — второе деление синкариона, *Г* — третье деление синкариона

Реконструкции по срезам; *г. ск* — гономерный синкарион, *д. гск* — геденерирующий гономерный синкарион, *пн* — пронуклеус, *д. пн* — дегенерирующий пронуклеус, *мф I* и *мф II* — метафазы первого и второго делений синкариона, *тф III* — телофаза третьего деления синкариона, *ми* — микронуклеус, *пл* — плацента, *фр* — фрагмент сложного макронуклеуса

Из нескольких гономерных синкарионов сохраняется и приступает к дальнейшему развитию только один (рис. 7, *А* и 9, *А*, *г. ск*). Все остальные гономерные синкарионы дегенерируют пикнозом (там же, *д. гск*), они уменьшаются в размерах, начинают ярче окрашиваться по Фёльгену. Оболочка их постепенно стягивается до размеров содержимого, а хроматиновые глыбки начинают тесно прилегать друг к другу. В некоторых случаях они, возможно, даже сливаются. В результате дегенерирующие гономерные синкарионы перестают внешне отличаться от микронуклеусов — дериватов делений созревания (*ми*) и резорбируются окончательно вместе с ними.

«Лишние» одиночные пронуклеусы (рис. 7, *А* и 9, *А*, *пн*) также дегенерируют пикнозом и присоединяются к числу микронуклеусов — дериватов

делений созревания. Последние сохраняются примерно до четвертого деления синкариона, а затем резорбируются.

Плаценты преконъюганта и фрагменты сложного макронуклеуса не изменяются вплоть до образования новых плацент (см. ниже).

Таким образом, тенденция к множественному оплодотворению у T. phoenicopterus не доводится до конца. В каждом эксконъюганте сохраняется лишь один гономерный синкарион. Слияние пары пронуклеусов последнего в синкарион происходит только в профазе первого деления синкариона. Хроматин обоих пронуклеусов гономерного синкариона разрыхляется, а оболочка увеличивается в диаметре. Далее каждый пронуклеус

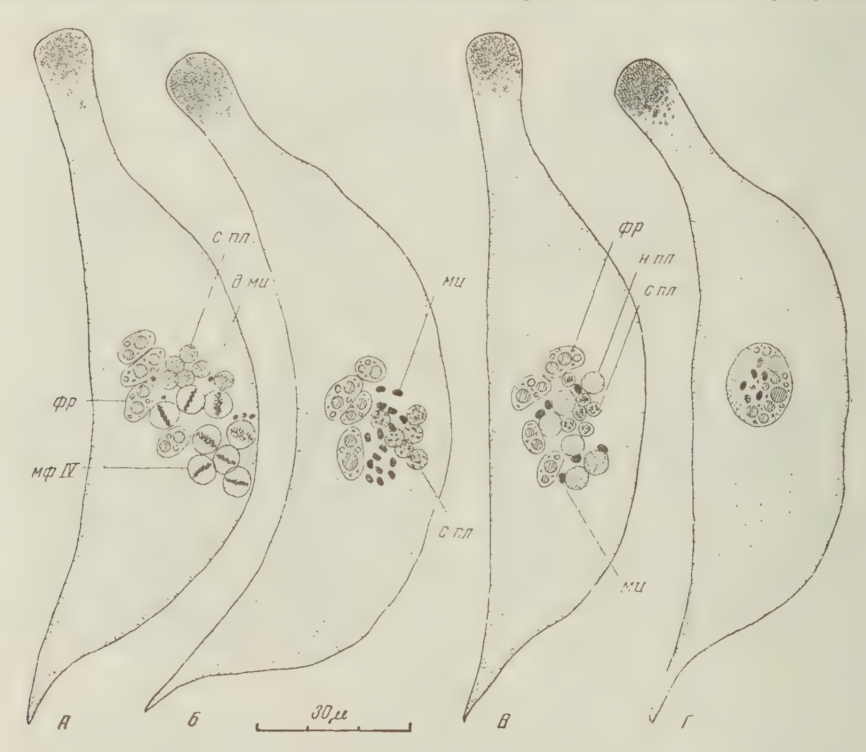


Рис. 8. Эксконъюганты T. phoenicopterus. *А* — четвертое деление синкариона, *Б* — стадия после четвертого деления синкариона, *В* — образование новых и дегенерация старых плацент, *Г* — образование сложного ядра

Реконструкции по срезам; *мф IV* — метафаза четвертого деления синкариона, *д. ми* — дегенерирующий микронуклеус, *ми* — микронуклеус, *с. пл* — старая плацента, *н. пл* — новая плацента, *фр* — фрагмент сложного макронуклеуса

образует свою отдельную спирему внутри общей оболочки. Хромонемы спиремы укорачиваются, и за счет каждого пронуклеуса образуется 17 палочковидных хромосом. Начиная с этой стадии, становится невозможным отличить хромосомы одного пронуклеуса гономерного синкариона от хромосом другого, и этот момент можно считать моментом исчезновения гономерии и образования синкариона. Синкарион возникает в стадии поздней профазы и содержит диплоидный набор из 34 хромосом (рис. 9, *Б*, *ск*). Диаметр оболочки синкариона достигает в это время 6,5 μ.

На этой стадии изредка встречается интересная аномалия: одиночные пронуклеусы, вместо того, чтобы дегенерировать пикнозом, также проходят стадию спиремы и образуют поздние профазы с 17 хромосомами в каждой (рис. 9, *Б*, *пф. пн*). Эти профазы мельче, чем профаза синкариона. Дальнейшая судьба их неизвестна; вероятно, они так или иначе деге-

нерируют. Во всяком случае, только веретено синкариона достигает метафазы.

Синкарион испытывает четыре деления. Все они, вместе взятые, занимают всего лишь первые 6 час. после разъединения конъюгантов. Как уже отмечено выше, первое деление синкариона начинается еще на стадии гономерного синкариона. Лишь в поздней профазе первого деления синкариона происходит слияние пронуклеусов путем перемешивания их хромо-

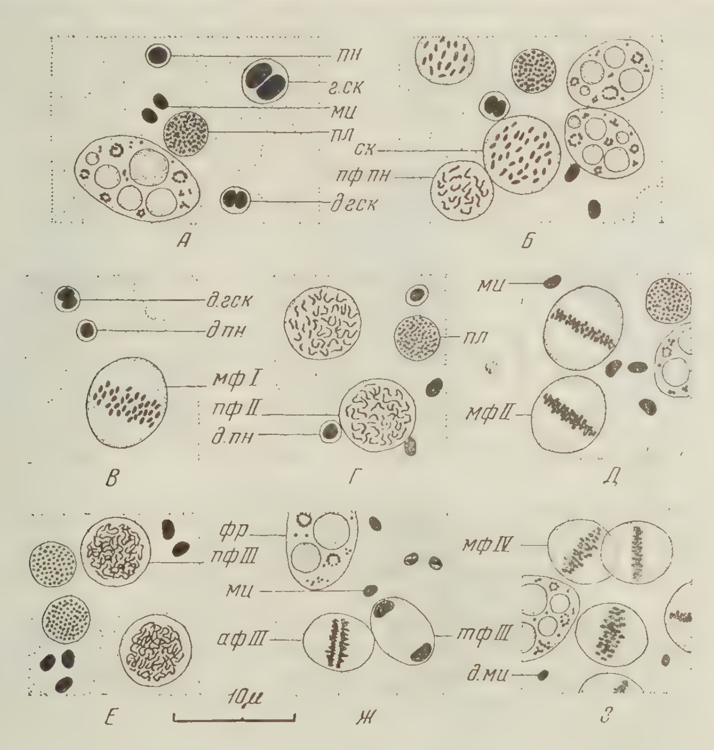


Рис. 9. Деления синкариона. *А* — нормальный и дегенерирующий гономерный синкарион, *Б* — образование синкариона, *В* — метафаза первого деления синкариона, *Г* — профазы, *Д* — метафазы второго деления синкариона, *Е* — профазы, *Ж* — анафаза и телофаза третьего деления синкариона, *З* — метафазы четвертого деления синкариона

Срезы 5 μ; Фёльген со светлым зеленым; *г. ск* - гономерный синкарион, *д. гск* — дегенерирующий гономерный синкарион, *пн* — пронуклеус, *д. пн* — дегенерирующий пронуклеус, *ск* — синкарион, *пф. пн* — профаза пронуклеуса, *пф II* и *пф III* — профазы второго и третьего делений синкариона, *мф I, мф II* и *мф IV* — метафазы первого, второго и четвертого делений синкариона, *аф III* и *тф III* — анафаза и телофаза третьего деления синкариона; *ми* — микронуклеус, *д. ми* — дегенерирующий микронуклеус, *пл* — плацента, *фр* — фрагмент сложного макронуклеуса

сом (рис. 9, *Б, ск*). Профаза вскоре переходит в метафазу, имеющую вид овального тупоконечного веретена длиной около 8 μ (рис. 7, *Б* и 9, *В, мф I*). Довольно рыхлая экваториальная пластинка состоит из 34 овальных хромосом.

Первое и все последующие деления синкариона эквационны — в анафазе к полосам расходятся также по 34 хромосомы. На этой стадии в эксконъюгантах еще бывают видны пикнотические гономерные синкарионы (*д. гск*) и пронуклеусы (*д. пн*).

Первое деление синкариона приводит к образованию двух крупных гомогенных, бледно красящихся ядер. Оба сразу же вступают в профазу второго деления синкариона. После стадии спиремы в каждом из них образуется снова по 34 хромосомы (рис. 9, *Г*). Метафазы второго деления

отличаются от метафаз первого деления более компактной экваториальной пластинкой (рис. 7, *В* и 9, *Д, мф II*). Размеры и форма веретена такие же, как при первом делении.

Второе деление синкариона дает четыре ядра такого же вида, как и дериваты первого деления. Число дериватов второго деления синкариона, участвующих в последующих делениях, может быть различным. Чаще всего все четыре ядра делятся в третий раз (рис. 7, *Г*). Сначала образуются фёльген-положительные спиремы (рис. 9, *Е, пф III*). Длина веретен в метафазе — около 6,5 μ, т. е. меньше, чем при первом и втором делениях синкариона. Экваториальные пластинки компактные, с 34 хромосомами; дочерние пластинки также состоят из 34 тесно сближенных хромосом (рис. 9, *Ж, аф III*). Телофазы третьего деления синкариона имеют обычный для T. phoenicopterus вид (рис. 7, *Г* и 9, *Ж, тф III*).

Все восемь ядер, образовавшихся в результате третьего деления, обычно участвуют в четвертом, последнем делении синкариона. Морфологически веретена четвертого деления ничем не отличаются от веретен третьего. В то же время они очень похожи на вегетативные митозы (см. Райков, 1955), отличаясь от них лишь несколько более крупными размерами. Налицо стадия спиремы; число хромосом по-прежнему равно 34. Метафазы четвертого деления *(мф IV)* изображены на рис. 8, *А* и 9, *З*.

В это время происходит дегенерация микронуклеусов — продуктов делений созревания, а также не отличимых более от них одиночных пронуклеусов и «лишних» гономерных синкарионов. Они быстро уменьшаются в размерах, теряют окрашиваемость и резорбируются в цитоплазме (рис. 8, *А* и 9, *З, д. ми*).

В телофазе четвертого деления синкариона возникает 16 ядер. Они уменьшаются до размеров покоящихся микронуклеусов и интенсивно красятся по Фёльгену (рис. 8, *Б*). Вскоре четыре из них дегенерируют, растворяясь в цитоплазме, и в эксконъюганте остается 12 микронуклеусов.

Таков наиболее обычный ход делений синкариона. Другие два варианта встречаются реже. При первом из них в третьем делении синкариона участвует лишь три деривата второго деления, а четвертый дегенерирует. В результате третьего деления возникает шесть ядер, все они делятся в четвертый раз, образуя 12 микронуклеусов. При втором варианте в третьем делении участвуют все четыре продукта второго деления, но в четвертом делении — только шесть из восьми дериватов третьего деления синкариона. Два потомка третьего деления дегенерируют. Таким образом, у T. phoenicopterus происходит либо дегенерация одного деривата синкариона после второго деления, либо двух — после третьего, либо четырех — после четвертого (последнее чаще всего). В конечном итоге в эксконъюганте во всех случаях сохраняется 12 ядер-дериватов четвертого деления синкариона.

Динамика нуклеиновых кислот во время делений синкариона такая же, как при вегетативных митозах (Райков, 1956). Дегенерирующие микронуклеусы сохраняют пиронинофилию до самого конца. Концентрация РНК в цитоплазме и ядрышках заметно не изменяется. Веретена делений синкариона не содержат РНК.

Восстановление ядерного аппарата вегетативной особи

Восстановление нормального ядерного аппарата, т. е. сложного ядра, протекает в дальнейшем так же, как при каждом делении особи. Из 12 микронуклеусов — дериватов четвертого деления синкариона — шесть превращаются в плаценты (рис. 8, *В* и 10, *А, н. пл*). По-видимому, из двух потомков каждого веретена четвертого деления один дает плаценту, а другой остается микронуклеусом.

Развитие плацент идет точно так же, как при делении особи. Микронуклеус увеличивается в объеме, проходит стадию спиремы. Последняя

распадается на мелкие хроматиновые зерна, равномерно разбросанные внутри плаценты (рис. 10, *А*). На этом развитие плацент приостанавливается. Вторичный синтез хроматина отсутствует, и количество ДНК в плацентах не превышает количества ее в микронуклеусах. Плаценты не окрашиваются пиронином и не содержат РНК.

Одновременно с развитием новых плацент происходит дегенерация старых, сохранившихся еще со стадии преконъюганта. Старые плаценты уменьшаются в размерах; хроматиновые зерна в них слипаются в комки и глыбки (рис. 8, *В* и 10, *А, с. пл*). Вскоре они исчезают без остатка. Фрагменты сложного макронуклеуса, содержащие нуклеолы и хроматиновые зерна и присутствовавшие в течение всей конъюгации, сохраняют свою структуру и не имеют признаков дегенерации (рис. 8, *В* и 10, *А*, фр).

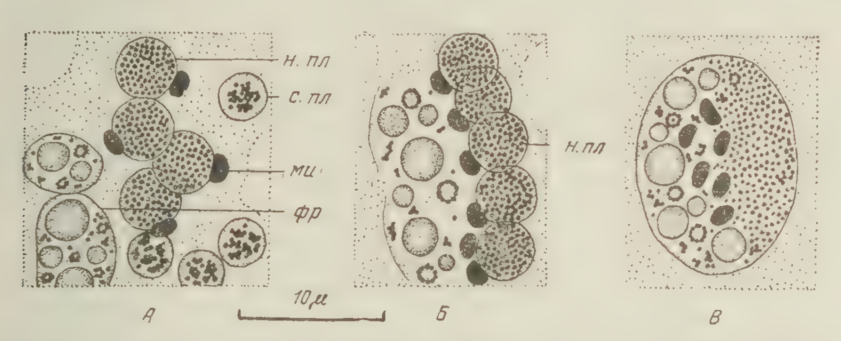


Рис. 10. Восстановление нормального ядерного аппарата. *А* — образование новых и дегенерация старых плацент, *Б* — компактная ядерная группа, *В* — образование сложного ядра

Срезы 5 μ; Фёльген со светлым зеленым; *н. пл* — новая плацента, *с. пл* — старая плацента, *ми* — микронуклеус, *фр* — фрагмент сложного макронуклеуса

Далее все шесть микронуклеусов, шесть новых плацент и фрагменты сложного макронуклеуса сближаются в компактную ядерную группу, сходную с ядерными группами дочерних особей при делении (см. Райков, 1955). Плаценты располагаются по одну сторону от микронуклеусов, а остатки сложного макронуклеуса — по другую. Оболочки фрагментов сложного макронуклеуса к этому времени растворяются (рис. 10, *Б*).

Наконец, через 10—12 час. после разъединения конъюгантов образуется оболочка молодого сложного ядра, окружающая собой всю ядерную группу эксконъюганта. Оболочки плацент растворяются, и их хроматиновые зерна становятся хроматиновыми зернами сложного макронуклеуса (рис. 8, *Г*, 10, *В*). Как и после деления особи, молодое сложное ядро состоит из двух половин — старой, представленной нуклеолами и хроматиновыми зернами, полученными от фрагментов макронуклеуса, и новой, содержащей хроматиновые зерна слившихся плацент. В новой половине сложного ядра вскоре также появляются нуклеолы.

На этом заканчиваются ядерные изменения, связанные с конъюгацией T. phoenicopterus.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Конъюгация T. phoenicopterus обладает целым рядом особенностей, заслуживающих обсуждения.

У T. phoenicopterus имеется поколение преконъюгантов с ядерным аппаратом, отличным от такового вегетативных особей. Это — редкое явление среди свободноживущих инфузорий. Такие преконъюганты, образующиеся в результате особого програмного деления, описаны главным образом у паразитических форм — Entodiniomorpha, Isotricha, Bütschlia, Paraisotricha (Догель, 1925, 1928, 1930), у Cryptochilum (Дайн,

1930) и др. У свободноживущих инфузорий особи, вступающие в конъюгацию, обычно отличаются от вегетативных только меньшими размерами (Didinium — H. Prandtl, 1906; Dileptus — J. Visscher, 1927; Stentor — W. Mulsow, 1913; Fabrea — J. M. E. Ellis, 1937). Исключение составляют Peritricha с их микро- и макроконъюгантами (сводка дана H. E. Finley, 1943). Тем более интересно сходство преконъюгантов у T. phoenicopterus и Loxodes striatus (Богданович, 1930). У последнего вида, также испытывающего эндомиксис при каждом делении, особи, вступающие в конъюгацию, имеют вместо двух макронуклеусов один макронуклеус и одну плаценту. Очевидно, здесь, как и у T. phoenicopterus, плацента, образовавшаяся во время прогамного деления, останавливается в развитии и не дает дефинитивного макронуклеуса. В обоих случаях признаки преконъюгантов регрессивны по сравнению с признаками вегетативных особей. Эта закономерность была отмечена уже В. А. Догелем (1925).

Наличие довольно типичного мейоза также составляет интересную особенность T. phoenicopterus. Диплоидное число хромосом у этого вида — 34, гаплоидное — 17. Среди других инфузорий образование тетрад в мейотической профазе описано лишь недавно у Colpidium (21 тетрада), Euplotes, Vorticella (Z. Devidé u. L. Geitler, 1947; Devidé, 1951). У Tetrahymena 10 хромосом диплоидного набора соединяются в профазе первого деления созревания попарно, образуя пять бивалентов, позднее превращающихся в тетрады (Ch. Ray, 1956). У всех перечисленных форм тетрады в первом делении созревания разделяются на диады, а во втором — на одиночные хромосомы, как и у нашего вида.

Более старые описания созревания у инфузорий труднее сравнивать с классическим мейозом. Попарного соединения гомологичных хромосом не удавалось наблюдать непосредственно. Обычно предполагается, что «стадия парашюта» профазы первого деления созревания соответствует синапсису, т. е. конъюгации гомологичных хромосом. Кроме T. phoenicopterus, «стадия парашюта» наблюдается у многих инфузорий — Loxodes (Богданович, 1930), Chilodonella (M. Mac Dougall, 1925), Bursaria (Полянский, 1934), Fabrea (J. Ellis, 1937), Uroleptus (G. Calkins, 1919), Euplotes (J. Turner, 1930), Stylonychia (Пешковская, 1948) и др. Однако, по данным перечисленных авторов, образования тетрад не происходит, а редукция осуществляется путем расхождения целых хромосом. Может быть, элементы тетрад очень рано разъединяются. Редукция чаще всего описывается во втором делении созревания (Chilodonella — P. Enriques, 1908; M. Mac Dougall, 1925; Didinium — H. Prandtl, 1906; Prorodon — G. Tannreuther, 1926; Climacostomum virens — Пешковская, 1936; Fardea — J. Ellis, 1937; Uroleptus — G. Calkins, 1919, и др.). Реже редукционным делением является первое деление созревания (Oxytricha — L. Gregory, 1923). Весьма вероятно, что во многих из перечисленных случаев мы имеем дело не с истинными хромосомами, а с агрегатами хромосом, что и вызывает отсутствие типичных тетрад. В особенности это вероятно для Chilodonella (Z. Devidé u. L. Geitler, 1947).

Таким образом, мейоз у инфузорий, вероятно, следует классической схеме, хотя у ряда форм он замаскирован образованием сборных хромосом.

Множественное образование пронуклеусов и обмен более чем одной парой мигрирующих пронуклеусов — наиболее замечательная и совершенно своеобразная черта конъюгации T. phoenicopterus. У всех прочих инфузорий, в том числе и низших форм (Loxodes, Prorodon, Didinium), в каждом конъюганте образуется лишь одна пара пронуклеусов. Возможно, что образование многочисленных пронуклеусов у T. phoenicopterus является остатком гаметогенеза. По всей вероятности, конъюгация ведет свое происхождение от половых процессов типа копуляции, а пронуклеусы соответствуют ядрам гамет. Каждый конъюгант инфузорий (кроме T. proenicopterus) производит как бы

одну мужскую и одну женскую гамету. Такое малое количество гамет, несомненно, вторично. Поэтому можно предположить, что тенденция к множественному оплодотворению у T. phoenicopterus является примитивной чертой. Правда, эта тенденция не доведена до конца, так как позже в каждом конъюганте сохраняется только один синкарион.

В более слабой форме проявление этой тенденции к множественному образованию ядер гамет можно видеть и у других инфузорий, а именно в том, что деления созревания дают значительно большее число ядер, чем это необходимо для образования пронуклеусов. Наблюдаются «бесполезные» деления многих микронуклеусов, все продукты которых затем погибают (Bursaria — Полянский, 1934, также ссылки на другие работы).

Различие между мигрирующими и стационарными пронуклеусами у нашего вида сводится лишь к различиям формы. Примерно в той же степени выражено различие пронуклеусов у Didinium (H. Prandtl, 1906).

Представляет интерес довольно длительное сохранение индивидуальности пронуклеусов после их попарного сближения и образования гономерных синкарионов. Гономерия, иногда охватывающая весь эксконъюгационный период, описана у Entodiniomorpha (Догель, 1925) и других форм. В случае T. phoenicopterus образование синкариона, восстановление диплоидности и ликвидация гономерии происходят в профазе первого деления синкариона.

Деления синкариона ничем особенным не примечательны. Они постепенно приближаются по своему характеру к вегетативным митозам.

Изменчивость процесса конъюгации у T. phoenicopterus значительна. Вариации подвержены следующие моменты: а) число микронуклеусов, участвующих во втором и третьем делениях созревания; б) общее число пронуклеусов, число мигрирующих пронуклеусов и число гономерных синкарионов; в) число и время дегенерации дериватов делений синкариона (см. выше); г) время дегенерации микронуклеусов — дериватов делений созревания (чаще всего во время четвертого деления синкариона, но иногда раньше).

У других инфузорий встречаются случаи чрезвычайно сильной изменчивости хода конъюгации (Paramecium caudatum, P. trichium—W. F. Diller, 1940, 1948; Paraisotricha — Догель, 1930; Bursaria — Полянский, 1934, и т. д.). Таким образом, здесь T. phoenicopterus не представляет собой исключения.

Восстановление нормального ядерного аппарата после делений синкариона протекает у T. phoenicopterus очень сходно с таковым после деления индивида. По всей вероятности, в обоих случаях процесс базируется на одном и том же морфогенетическом механизме, вызывающем дифференциацию, развитие и слияние плацент.

Плаценты эксконъюганта, как и при делении, обладают только ДНК, полученной от микронуклеусов. Вторичный синтез ДНК, характерный для плацент большинства инфузорий (Полянский, 1934; Громова, 1948; B. Seshachar, 1950; B. Seshachar and C. Dass, 1954, 1954a; A. Egelhaaf, 1955, и др.), здесь отсутствует. Как и при делении, молодое сложное ядро имеет составной характер: в его образовании участвуют обломки старого сложного макронуклеуса и только что образовавшиеся плаценты. Участие фрагментов старого макронуклеуса в образовании нового описано также при конъюгации у Boveria labialis (J. Ikeda a. Y. Osaki, 1918) и Euplotes patella (J. Turner, 1930). По предварительным данным А. Богдановича (1930), макронуклеусы Loxodes также не дегенерируют во время конъюгации.

По-видимому, макронуклеус инфузорий является генетически активным ядром (T. Sonneborn, 1949; K. Grell, 1950; E. Fauré-Fremiet, 1953). Если это так, то, в отличие от деления, сложный макронуклеус эксконъюганта T. phoenicopterus не только морфологически, но и генотипически составной. Старый генотип представлен элементами старого сложного

ядра. Новый генотип плацент возник в результате кариогамии. Лишь постепенно, в ходе ряда делений, старый генотип будет вытесняться новым в связи с тем, что старый хроматин будет все более «разбавляться» хроматином возникающих при каждом делении плацент.

Конъюгация у инфузорий имеет две важные стороны: а) изменение генотипа и б) замена макронуклеуса. Обычно они бывают тесно связаны в единый процесс. T. phoenicopterus, а возможно, также и Loxodes, составляют исключение из этого правила. У них наблюдается известное разъединение двух названных сторон конъюгации. Последняя имеет главным образом значение изменения генотипа микронуклеусов. Обновление же аппарата макронуклеусов происходит путем эндомиксиса при каждом делении, а не только у эксконъюганта. Как уже отмечалось нами ранее, эндомиксис при каждом делении связан, вероятно, с неспособностью сложного макронуклеуса к синтезу ДНК. Может быть, такого рода отношения являются примитивными и соответствуют начальным стадиям развития двуядерности инфузорий.

ВЫВОДЫ

1. У T. phoenicopterus наблюдается особое поколение преконъюгантов, отличающихся от вегетативных особей меньшими размерами и отсутствием сложного ядра. Зачатки макронуклеусов (плаценты), образовавшиеся при последнем перед конъюгацией делении, сохраняются в течение почти всей конъюгации, не сливаясь.

2. Конъюганты соединяются вначале терминально передними концами, а затем спинными сторонами. Наблюдается положительная корреляция размеров конъюгантов. Длительность конъюгации — около 30 час.

3. Все шесть микронуклеусов раннего конъюганта испытывают первое деление созревания. Профаза первого деления является мейотической и приводит к образованию 17 тетрад в каждом микронуклеусе. В анафазе первого деления они разделяются на диады.

4. Во втором делении созревания участвуют от пяти до 12 микронуклеусов. В анафазе диады разделяются на одиночные хромосомы У T. phoenicopterus наблюдается, таким образом, довольно типичный мейоз. Диплоидное число хромосом — 34, гаплоидное — 17.

5. Число веретен третьего деления созревания варьирует от пяти до 13. Третье деление является эквационным.

6. Часть микронуклеусов — дериватов делений созревания — увеличивается в объеме и превращается в пронуклеусы. Число последних колеблется от семи до 22. Далее часть пронуклеусов (три—шесть) приобретает каплевидную форму; они становятся мигрирующими пронуклеусами. Множественное образование пронуклеусов впервые описано нами среди инфузорий.

7. После перехода мигрирующих пронуклеусов в партнера они попарно соединяются со стационарными, образуя от двух до шести гономерных синкарионов. Вскоре, однако, все гономерные синкарионы, кроме одного, дегенерируют пикнозом.

8. Пронуклеусы единственного сохранившегося гономерного синкариона сливаются, находясь в состоянии профазы, и образуют синкарион.

9. Синкарион эксконъюганта испытывает четыре деления, что приводит к образованию 16 ядер. Все деления синкариона эквационны, число хромосом диплоидное (34).

10. Из 16 дериватов синкариона четыре дегенерируют. Реже происходит дегенерация одного ядра после второго или двух — после третьего деления синкариона.

11. Шесть из сохранившихся 12 микронуклеусов превращаются в плаценты. Последние имеют то же строение, что и плаценты, образующиеся во время эндомиксиса при каждом делении (Райков, 1955, 1956). Плаценты преконъюганта и микронуклеусы—дериваты делений созревания— к этому времени дегенерируют.

12. Плаценты эксконъюганта сливаются между собой и с фрагментами сложного макронуклеуса преконъюганта, образуя сложное ядро, как и при делении. Таким образом, здесь в образовании нового сложного макронуклеуса участвуют и обломки старого, генотипически отличающегося сложного макронуклеуса.

ЛИТЕРАТУРА

Богданович А., 1930. Über die Konjugation von Loxodes striatus (Engelm.) Penard und Loxodes rostrum (O. F. M.) Ehrenb., Zool. Anz., Bd. 87, Hft. 9/10.

Громова Е. Н., 1948. Динамика нуклеиновых кислот в процессе конъюгации у Paramaecium caudatum, ДАН СССР, т. LXIII, № 1.

Дайн Л., 1930. Die Conjugation von Cryptochilum echini Maupas, Arch. Protistenk., Bd. 70, Hft. 1.

Догель В. А., 1925. Die Geschlechtsprozesse bei Infusorien (speziell bei den Ophryoscoleciden), Arch. Protistenk., Bd. 50, Hft. 3. — 1928. Über die Conjugation von Bütschlia parva (Holotricha). Arch. Protistenk., Bd. 62, Hft. 1.— 1930. Die prospektive Potenz der Syncaryonderivate an der Conjugation von Paraisotricha erläutert. Arch. Protistenk., Bd. 70, Hft. 3.

Лебедев В., 1909. Über Trachelocerca phoenicopterus Cohn, Arch. Protistenk., Bd. 13, Hft. 1.

Пешковская Л. С., 1936. Изменения ядерного аппарата Climacostomum virens при конъюгации, Биол. журн., т. 5, вып. 2. — 1948. Метаморфоз ядерного аппарата при половом процессе двух видов брюхоресничных инфузорий, Тр. ин-та цитол., гистол. и эмбриол., т. 3, вып. 1.

Полянский Ю. И., 1934. Geschlechtsprozesse bei Bursaria truncatella O. F. Müll., Arch. Protistenk., Bd. 81, Hft. 3.

Райков И. Б., 1955. Деление и реорганизационные процессы у инфузории Trachelocerca phoenicopterus Cohn (Holotricha), Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 4. — 1956. Нуклеиновые кислоты у инфузории Trachelocerca phoenicopterus (Holotricha), ДАН СССР, т. 110, № 2. — 1957. Ядерный аппарат и его реорганизация в цикле деления у инфузорий Trachelocerca margaritata (Kahl) и T. dogieli sp. nov. (Holotricha), Зоол. журн., т. XXXVI, вып. 3.

Россолимо Л. Л., 1916. Наблюдения над Loxodes rostrum O. F. Müller, Дневн. зоол. отд. Моск. об-ва любит. естествозн., нов. сер., т. 3, № 4.

Calkins G. N., 1919. Uroleptus mobilis Engelm. I. History of the nuclei during division and conjugation, J. Exp. Zool., vol. 27, No. 3.

Devidé Z., 1951. Chromosomes in Ciliates (Euciliata and Opalinidae), Bull. Internat. Acad. Yougoslave, Zagreb, nov. ser., T. 3.

Devidé Z. u. Geitler L., 1947. Die Chromosomen der Ciliaten, Chromosoma, Bd. 3, Nr. 1—2.

Diller W. F., 1940. Nuclear variation in Paramecium caudatum, J. of Morphol., vol. 66, No. 3—1948. Nuclear behavior of Paramecium trichium during conjugation, J. of Morphol., vol. 82, No. 1.

Egelhaaf A., 1955. Cytologisch-entwicklungsphysiologische Untersuchungen zur Konjugation von Paramecium bursaria Focke, Arch. Protistenk., Bd. 100, Hft. 4.

Ellis J. M., 1937. The morphology, division and conjugation of the salt-marsh ciliate Fabrea salina Henneguy, Univ. Calif. Publ. Zool., vol. 41, No. 25.

Enriques P., 1908. Die Conjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien 2. Wiederconjugante und Hemisexe bei Chilodon, Arch. Protistenk., Bd. 12, Hft. 3.

Fauré-Fremiet E., 1953. L'hypothèse de la sénescence et les cycles de réorganisation nucléaire chez les Ciliés, Rev. Suisse Zool., T. 60, No. 3. — 1954. Réorganisation du type endomixique chez les Loxodidae et chez les Centrophorella, J. of Protozool., vol. 1, No. 1.

Finley H. E., 1943. The conjugation of Vorticella microstoma, Trans. Amer. Micr. Soc., vol. 62, No. 2.

Gregory L., 1923. The conjugation of Oxytricha fallax, J. of Morphol., vol. 37, No. 3.

Grell K. G., 1950. Der Kerndualismus der Ciliaten und Suctorien, Naturwissenschaften, Jg. 37, Hft. 15.

Ikeda J. a. Ozaki Y., 1918. Notes on a new Boveria species, Boveria labialis n. sp., J. College Sci. Univ. Tokyo, vol. 40, art. 6.

Kahl A., 1927. Neue und ergänzende Beobachtungen holotricher Ciliaten. I, Arch. Protistenk., Bd. 60, Hft. 1.

MacDougall M. S., 1925. Cytological observations on gymnostomatous Ciliates, with a description of the maturation phenomena in diploid and tetraploid forms of Chilodon uncinatus, Quart. J. Micr., Sci., vol. 69, p. 3.

Mulsow W., 1913. Die Conjugation von Stentor coeruleus und Stentor polymorphus, Arch. Protistenk., Bd. 28, Hft. 3.

Prandtl H., 1906. Die Konjugation von Didinium nasutum O. F. M., Arch. Protistenk., Bd. 7, Hft. 2.

R a y C h., 1956. Meiosis and nuclear behavior in Tetrahymena pyriformis, J. of Protozool., vol. 3, No. 2.
S e s h a c h a r B. R., 1950. The nucleus and nucleic acids of Chilodonella uncinatus Ehrbg., J. Exp. Zool., vol. 114, No. 3.
S e s h a c h a r B. R. and D a s s C. M. S., 1954. The macronucleus of Epistylis articulata From. during conjugation: a photometric study, Physiol. Zool., vol., 27, No. 3. — 1954a. Photometric study of desoxyribonucleic acid (DNA) synthesis in regenerating macronucleus of Epistylis articulata From., Proc. Nat. Inst. Sci. India, vol. 20, No. 6.
S o n n e b o r n T. M., 1949. Ciliated Protozoa: Cytogenetics, genetics and evolution, Ann. Rev. Microbiol., vol. 3.
T a n n r e u t h e r G. W., 1926. Life history of Prorodon griseus, Biol. Bull., vol. 51, No. 5.
T u r n e r J. P., 1930. Division and conjugation in Euplotes patella Ehrbg. with special reference to the nuclear phenomena, Univ. Calif. Publ. Zool., vol. 33, No. 10.
V i s s c h e r J. P., 1927. Conjugation in the ciliated protozoon, Dileptus gigas, with special reference to the nuclear phenomena, J. of Morphol., vol., 44, No. 3.

CONJUGATION OF THE HOLOTRICHOUS CILIATE TRACHELOCERCA PHOENICOPTERUS COHN

I. B. RAIKOV

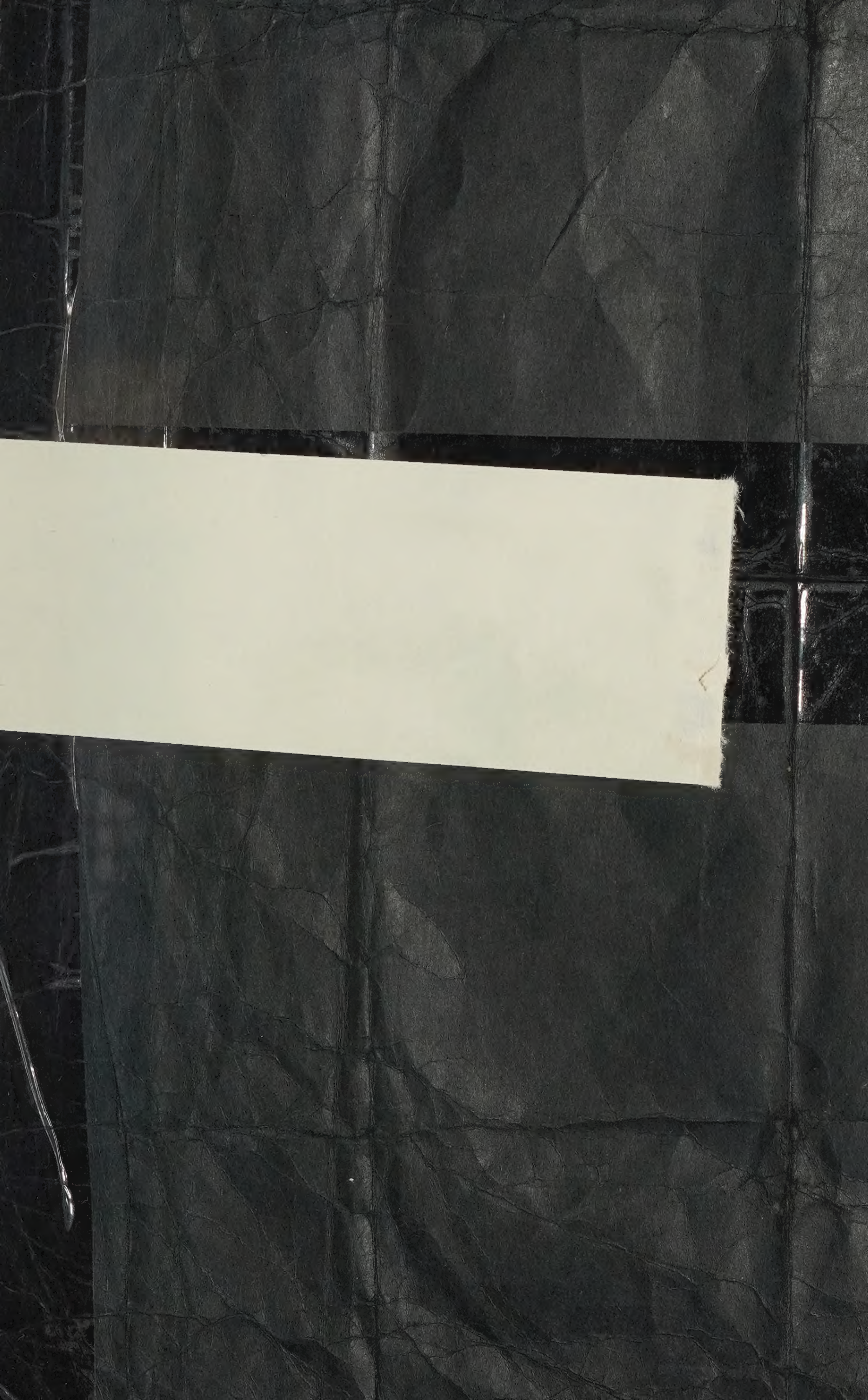
Laboratory of Invertebrate Zoology, Leningrad State University

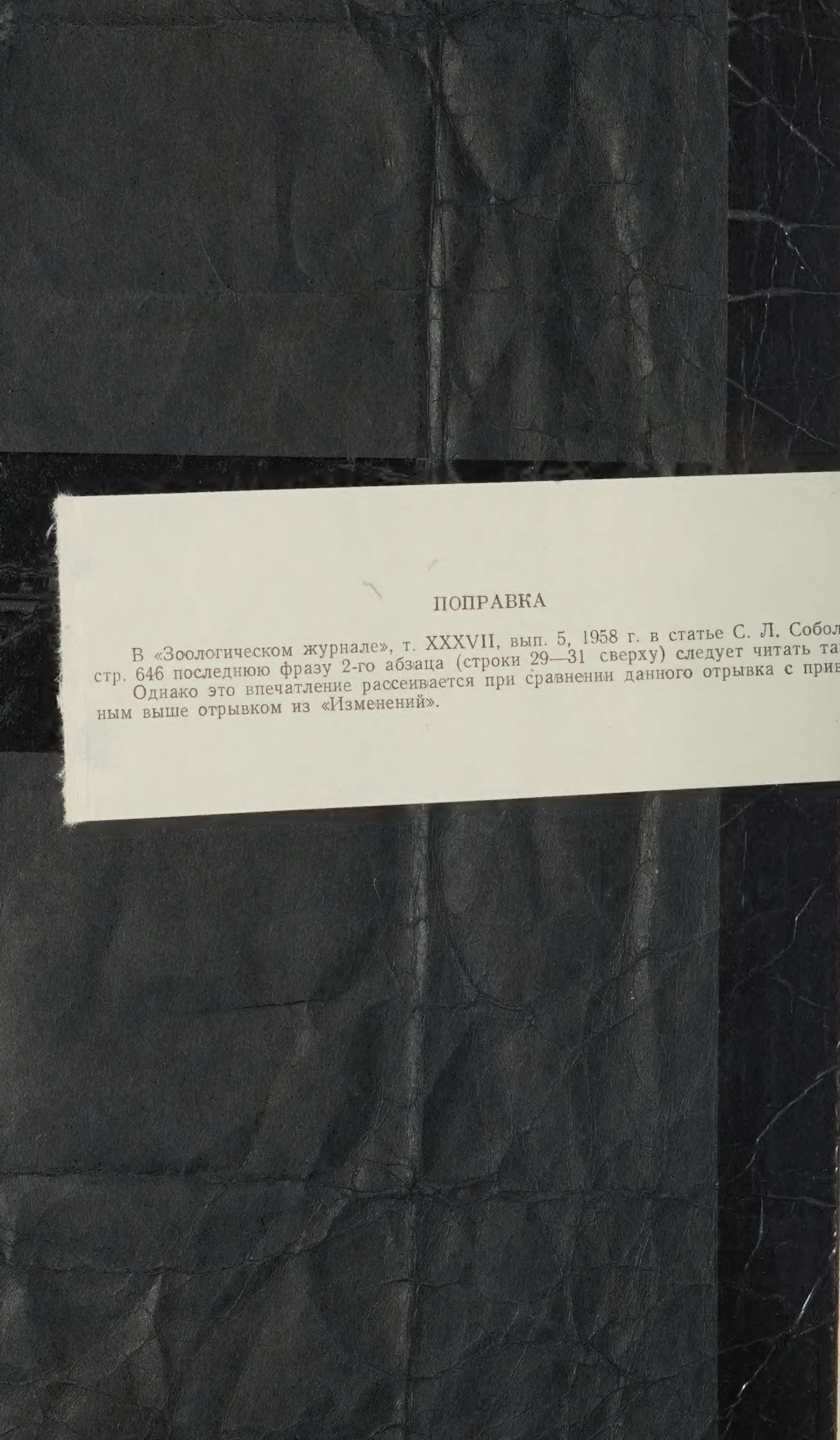
S u m m a r y

The marine ciliate T. phoenicopterus has a generation of pre-conjugants which differ from vegetative individuals in the structure of their nuclear apparatus.

All the 6 micronuclei of a conjugant undergo 3 maturation divisions, the first of them having a meiotic prophase with a tetrade stage (17 tetrades). During the second maturation division 17 diades are observed in each spindle.

3—6 migratory and 5—13 stationary pronuclei are formed in each conjugant. After the pronuclear interchange all the migratory pronuclei approach the stationary ones forming 2—6 pairs of pronuclei in each conjugant. Only one pair, however, unites to form the syncaryon, whereas others degenerate. The syncaryon divides 4 times; there are formed 6 macronuclear rudiments, 6 micronuclei, and 4 nuclei degenerate. The macronuclear rudiments coalesce to form a complex nucleus (Raikov, 1955), the micronuclei getting also therein.





ПОПРАВКА

В «Зоологическом журнале», т. XXXVII, вып. 5, 1958 г. в статье С. Л. Собол
стр. 646 последнюю фразу 2-го абзаца (строки 29—31 сверху) следует читать та
Однако это впечатление рассеивается при сравнении данного отрывка с прив
ным выше отрывком из «Изменений».

CONTENTS

Технический редактор *Д. А. Фрейман-Крупенский*

Т-02892 Подписано к печати 12.V. 1958 г. Тираж 2900 экз. Зак. 3050

Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$. Бум. л. 5,0 Печ. л. 13,7+2 вкл. Уч.-изд. л. 15,1

2-я типография Издательства Академии наук СССР, Москва, Шубинский пер., 10

Цена 15 руб.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. «Зоологический журнал» печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам теоретической и практической зоологии. Особое внимание журнал уделяет зоологическим проблемам, связанным с сельским хозяйством и здравоохранением, а также с вопросами рыбного и пушного хозяйства.

2. Статьи не должны превышать 1 авт. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки и список цитированной литературы).

3. Детально история вопроса излагаться не должна. Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

4. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.— 2. Методика и материалы.— 3. Описание оригинальных наблюдений или опытов.— 4. Обсуждение полученных данных.— 5. Выводы в виде сжато изложенных параграфов.— 6. Список литературы.

5. Рукописи должны быть переписаны на машинке на одной стороне листа. Страницы должны быть пронумерованы. В заголовке статьи следует указать, откуда она исходит. Должны быть приложены точный адрес и имя и отчество автора.

6. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке, или от руки, разборчивым (печатного типа) почерком.

7. Никакие сокращения слов, имен, названий, как правило, не допускаются. Допускаются лишь общепринятые сокращения — мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п.

8. Цифровые материалы, надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Каждая таблица должна иметь свой порядковый номер и заглавие, указывающее на ее содержание. Сырой статистический материал не печатается.

9. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должны быть обозначены: автор, название статьи и номер рисунка.

10. Иллюстрации (рисунки, диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фото — контрастные, чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек (или штрихов).

11. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть даны на особом листе в порядке нумерации рисунка. Место рисунка в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

12. Первое упоминание в тексте и таблицах названия вида животного приводится по-русски и по-латински, например: водяной ослик (Asellus aquaticus L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, в противном случае — первая буква рода и видовое название по-латински, например, A. mellifera или A. m. ligustica (для подвидов).

13. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: А. Н. Северцов (1932) или Браун (A. Brown, 1941). При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется только по-русски.

14. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке алфавита (должны быть указаны: фамилия автора, инициалы, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, издательство или место издания, год).

15. Русский текст для резюме на иностранном языке (перевод делается в редакции) не должен превышать 700—800 печатных знаков и должен, по возможности, снабжаться переводами специальных терминов.

16. Редакция «Зоологического журнала» оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

17. Корректура по причинам, не зависящим от редакции, автору не предоставляется. Поэтому текст присылаемой рукописи является окончательным и должен быть тщательно подготовлен, выверен и исправлен. Никакие дополнительные изменения текста не могут быть использованы.

18. Авторам предоставляется 50 оттисков их статей бесплатно.